А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 55

5

МАЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1970

УДК (471.6)(477)(574)581.9 : 581.526.53

Е. М. Лавренко

ПРОВИНЦИАЛЬНОЕ РАЗДЕЛЕНИЕ ПРИЧЕРНОМОРСКО-КАЗАХСТАНСКОЙ ПОДОБЛАСТИ СТЕПНОЙ ОБЛАСТИ ЕВРАЗИИ

E. M. LAVRENKO. THE DIVISION OF THE BLACK SEA-KAZAKHSTAN SUBREGION OF THE EURASIAN STEPPE REGION

Во внутренних частях Евразии находится наиболее обширная в Мире степная область, вытянутая на протяжении около 8 тысяч километров с запада на восток, от Нижнего Дуная до бассейна среднего течения р. Сунгари в Северо-Восточном Китае (Маньчжурия) и до Лёссового плато в более южных частях Китая. В пределах этой области преобладает степной тип растительности, для которого характерно господство особой экобиоморфы — более или менее ксерофильных микротермных (переносящих холодную зиму) дерновинных трав, преимущественно дерновинных злаков, представленных в Евразиатской степной области видами из определенных внутриродовых групп (секций, рядов) родов *Stipa* и *Festuca*, а также *Helictotrichon*, *Agropyron*, *Cleistogenes*, *Koeleria* и немногих других.

То ботаникогеографическое разделение Евразиатской степной области, которое изложено ниже, является дальнейшим развитием моих работ по этому вопросу. В 1947 г. я опубликовал проект разделения степной области Евразии в пределах СССР (Лавренко, 1947), доведенный до выделения округов, а еще раньше — в 1942 г. и затем в 1954 г. — опыт разделения всей территории Евразиатской степной области на провинции (Лавренко, 1942, 1954). Этих же вопросов я частично касался также в некоторых других моих публикациях (Лавренко, 1940, 1956). Эти мои работы по ботаникогеографическому районированию степной области основываются как на многочисленных литературных источниках, так и на личных исследованиях.[1]

Из наиболее важных работ последних двух десятилетий, касающихся растительного покрова интересующей нас территории и ее ботаникогеографического разделения, нужно указать на ряд публикаций А. А. Юнатова (1948, 1950, 1954), посвященных растительности Монгольской Народной Республики, страны в основном степной, а также Т. И. Исаченко, З. В. Карамышевой и Е. И. Рачковской о растительности степей и ботаникогеографическом районировании Центральноказахстанского мелкосопочника и смежных территорий (Природное районирование Северного Казахстана, 1960; Исаченко и Рачковская, 1961; Карамышева и Рачковская, 1966, 1967, 1969). Существенное значение для познания степной растительности крайнего северо-востока Евразиатской степной области имеют некоторые работы китайских ботаников (Чжу, 1955; Чен,

[1] Мои личные исследования растительности степной области Евразии охватывают бо́льшую часть ее территории (со сравнительно небольшими перерывами) от нижнего течения р. Южного Буга на Украине до среднего течения р. Сунгари в Северо-Восточном Китае и окрестностей г. Ланьчжоу в про[redacted]

1956), а также работа немецких исследователей С. Данерта, С. Гейер и П. Ганельта о растительном покрове Северо-Восточного Китая и северной части Внутренней Монголии (Danert, Geier, Hanelt, 1961).

Определения принятых единиц ботаникогеографического районирования здесь не даются, так как это сделано в недавно опубликованной моей работе (Лавренко, 1968). Новым является только объединение смежных лесостепных и степных провинций в региональные блоки.

Провинции, их подразделения и более крупные единицы (подобласти) далее в основном характеризуются систематическим составом степных и тимьянниковых сообществ с выделением доминирующих видов; всегда приводятся также и менее обильные, но характерные в региональном отношении виды. Для всех упоминаемых видов указывается общий географический характер их ареала (тип геоэлемента) с использованием соответствующих литературных источников («Флор», «Конспектов» и пр.). Выяснение географического типа видов степных растений сильно затрудняется отсутствием для подавляющего их большинства не только точечных, но даже и контурных карт ареалов.[1]

Общая схема провинциального разделения Евразиатской степной области дана в таблице (стр. 612). В настоящей статье я касаюсь провинциального и субпровинциального разделения Причерноморско-Казахстанской степной подобласти. Аналогичная статья для Центральноазиатской степной подобласти будет опубликована отдельно.

А. Причерноморско-Казахстанская степная подобласть

Эта подобласть (Лавренко, 1954, 1956) простирается от нижнего течения р. Дунай до гор Алтая и Саура. Провинции и подпровинции сменяют друг друга в западно-восточном направлении, соответственно увеличению континентальности климата (рисунок).

Наиболее характерной чертой растительного покрова степей этой подобласти является преобладание в степном травостое в большинстве случаев крупноперистых видов *Stipa* из ряда (series) *Pennatae* Roshev., представленных в Причерноморско-Казахстанской подобласти рядом видов и отсутствующих в Центральноазиатской степной подобласти.[2] Ряд *Capillatae* Roshev. в этой подобласти на равнинах и в мелкосопочнике представлен двумя видами, правда, обильными во многих степных сообществах (*Stipa capillata* L. и *S. sareptana* A. Beck.), а ряд *Barbatae* Roshev. — только в Казахстане одним видом (*S. orientalis* Trin.).

Весьма характерно также наличие в составе степей эфемероидов (многолетних растений, вегетация которых в основном связана с весенним периодом) из родов *Bellevalia*, *Bulbocodium*, *Eremurus*, *Hyacinthella*,

---

[1] Указания на тип распространения видов или тип их ареала (или иначе говоря, выделение географических элементов или сокращенно геоэлементов флоры) приводились и в более ранних моих работах, касающихся растительного покрова степной области Евразии или ее отдельных частей. В настоящей статье геоэлементы флоры степей Евразии приведены в некоторую систему. В ряде случаев внесены те или иные изменения и уточнения в определения типологии ареалов некоторых степных видов по сравнению с более ранними моими публикациями.

Далее виды, характерные для тимьянников — серийных сообществ, приуроченных к каменистым обнажениям разных горных пород, именуются петрофилами или петрофильностепными видами; последние более характерны для переходных тимьянниковостепных сообществ. Виды, свойственные песчаному субстрату, именуются псаммофилами; это растения «песчаных» степей или серийных сообществ зарастающих песков. Кроме того, особо отмечаются: эфемеры-однолетники, вегетирующие, цветущие и плодоносящие весной (озимые эфемеры вегетируют также осенью); эфемероиды — многолетники, заканчивающие вегетацию, цветение и плодоношение также весной; гемиэфемероиды — многолетники, заканчивающие вегетацию, цветение и плодоношения в первой половине лета.

[2] Из видов *Stipa* series *Pennatae* на окраину Центральноазиатской степной подобласти заходят только два вида: *S. kirghisorum* P. Smirn. — на западную окраину Монгольско-Алтайской подпровинции и *S. pennata* L. (*S. joannis* Čelak.) — в бассейн р. Селенги (Лавренко и Никольская, 1965).



Рис. Ботаникогеографическое разделение на провинции и подпровинции Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии.

А — границы подобласти, Б — границы провинций, Г — границы подпровинций. *1* — Балкано-Мезийская лесостепная провинция, *2* — Восточноевропейская лесостепная провинция: *2а* — Среднеднепровская лесостепная подпровинция, *2б* — Среднерусская (Верхнедонская) лесостепная подпровинция, *2в* — Закамско-Заволжская лесостепная подпровинция, *3* — Причерноморская (Понтическая) степная провинция: *3а* — Приазовско-Черноморская степная подпровинция, *3б* — Среднедонская степная подпровинция, *4* — Западносибирская лесостепная провинция, *5* — Заволжско-Казахстанская степная провинция: *5а* — Заволжско-Западноказахстанская степная подпровинция, *5б* — Восточноказахстанская степная подпровинция, *5в* — Колбинско-Южноалтайская горностепная подпровинция, *5г* — Тарбагатайско-Саурская горностепная подпровинция.

Провинции, блоки провинций и подобласти Евразиатской степной области

А. Причерноморско-Казахстанская степная подобласть		Б. Центральноазиатская степная подобласть	
А$_1$. Восточноевропейский блок провинций (1—3).	А$_2$. Западносибирско-Казахстанский блок провинций (4, 5).	Б$_1$. Даурско-Монгольский блок провинций (6, 7).	Б$_2$. Маньчжурско-Северо-западнокитайский блок провинций (8, 9).
1. Балкано - Мезийская лесостепная провинция. 2. Восточноевропейская лесостепная провинция.	4. Западносибирская лесостепная провинция.	6. Хангайско-Даурская горно-лесостепная провинция.	8. Маньчжурская лесостепная провинция.
3. Причерноморская (Понтическая) степная провинция.	5. Заволжско-Казахстанская степная провинция.	7. Монгольская степная провинция.	9. Шэньсийско-Ганьсуйская лесостепная и степная провинция

Ornithogalum, *Tulipa*,[1] *Crocus*, *Poa* series *Bulbosae* Roshev., *Rindera* и др. а также однолетников-эфемеров, вегетация которых заканчивается в конце весны или в самом начале лета, из родов *Bromus* s. str., *Holosteum*, *Ceratocephalus*, *Erophila*, *Valerianella* (только в Причерноморье) и др. Однолетники-эфемеры в более южных степях, особенно в Причерноморье образуют иногда более или менее выраженную синузию. И эфемероиды, и эфемеры в степях Центральноазиатской степной подобласти отсутствуют или встречаются единично, а упомянутые выше роды в пределах последней подобласти или не произрастают совсем или, что значительно реже встречаются на ее западных окраинах.

В степях Причерноморско-Казахстанской подобласти представлены довольно многочисленные длительновегетирующие виды, относящиеся к родам, или вовсе отсутствующим в Центральноазиатской степной подобласти или только заходящим в пределы самой западной ее части: из кустарников — *Cerasus*, *Calophaca*, *Cytisus*, из многолетнего (реже двулетнего разнотравья — *Syrenia*, *Cachrys*, *Eryngium*, *Ferula*, *Seseli*, *Trinia*, *Echium* *Onosma*, *Salvia*, *Asperula*, *Centaurea*, *Linosyris* и др. Для этой подобласти, особенно ее южной пустынностепной полосы, весьма характерны некоторые виды *Artemisia* из подрода *Seriphidium*, который в центральноазиатских степях и пустынях представлен очень мало.

Ряд внутриродовых групп (подродов, секций, рядов) эндемичен для настоящей подобласти. Так, например («Флора СССР», 25, 26, 28), в роде *Centaurea* подрод *Heterolophus* (Cass.) Dobrocz. (олиготипный петрофитностепной) эндемичен для всей Причерноморско-Казахстанской степной подобласти, секция *Pseudophalolepis* Klok. (мезотипная псаммофильная) из подрода *Phalolepis* (Cass.) Dobrocz. эндемична для Причерноморской степной провинции настоящей подобласти, ряд *Arenariae* (Hayek) Dumb. (олиготипный псаммофильный) из подрода *Acrolophus* (Cass.) Dobrocz. эндемичен для Причерноморской степной провинции и заволжской части Заволжско-Казахстанской провинции; в роде *Linosyris* Cass. секция *Crinitaria* (Cass.) Kem.-Nat. (олиготипная) эндемична для настоящей подобласти, два вида этой секции — *L. villosa* (L.) DC. (паннонско-причерноморско-казахстанский) и *L. tatarica* (Less.) C. A. Mey. (восточнопричерноморско-казахстанский) являются обычными компонентами степных сообществ на мелкоземистых почвах; в роде *Tanacetum*, в его секции *Xanthoglossa* (DC.) Sch. Bip. (причерноморско-казахстанская и турано-иранская секция) три ряда — *Santolina* Tzvel., *Kittaryana* Tzvel. и *Millefoliata* Sosn. являются эндемичными для настоящей подобласти, при этом

[1] Из рода *Tulipa* в даурско-монгольских степях встречается только один вид — *T. uniflora* (L.) Bess. (Грубов, 1955).

первый и второй ряды эндемичны для Заволжско-Казахстанской провинции последней, а ряд *Millefoliata* — для всей подобласти в целом; два вида *T. santolinum* C. Winkl. (казахстанско-северотуранский) и *T. achilleifolium* (M.B.) Sch. Bip. (восточнопричерноморско-казахстанский) из этих рядов — характернейшие компоненты пустынных степей. Число таких примеров можно было бы умножить.

При наличии большого количества общих родов для двух подобластей степной области Евразии имеется сравнительно небольшое количество видов, которые являются общими как для Причерноморско-Казахстанской, так и для Центральноазиатской степных подобластей, т. е. населяют если не всю, то бóльшую часть Евразиатской степной области; упомянем некоторые из них, встречающиеся в составе степных сообществ: голарктический степной вид — *Koeleria cristata* (L.) Pers.; палеарктические по преимуществу степные виды[1] — *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag. (на запад до района Курска и Харькова), *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Anemone silvestris* L., *Dracocephalum ruyschiana* L., *Phlomis tuberosa* L., *Atremisia dracunculus* L., *Scorzonera austriaca* Willd. (петрофильностепной) и др.; средиземные, т. е. широко распространенные в аридных и субаридных странах Палеарктики[2] вв., общие степям и пустыням, — *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. (*Eurotia ceratoides* [L.] C. A. Mey.), *Salsola pestifera* Nels.; из восточносредиземных видов распространена от Причерноморья до степей Монголии двулетняя *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit.; причерноморско-казахстанско-монгольские виды: *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng (степи, преимущественно на более или менее легких почвах), *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. (на слабо заросших песках).

Естественно, что гораздо более многочисленные виды, свойственные степным сообществам только этой степной подобласти, но отсутствующие в Центральноазиатской степной подобласти или проникающие только на крайний запад последней: западнопалеарктические, преимущественно луговостепные вв. (кроме упомянутых далее видов *Artemisia*, *Arenaria* и *Helichrysum*) — *Adonis vernalis* L., *Arenaria serpyllifolia* L. (эфемер), *Filipendula hexapetala* Gilib., *Trifolium montanum* L., *Vicia tenuifolia* Roth, *Verbascum phoeniceum* L., *Achyrophorus maculatus* (L.) Scop., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench (псаммофил), *Inula germanica* L. (на восток до Мугоджар), *I. hirta* L. (на восток до р. Оби), *Artemisia austriaca* Jacq.; западносредиземные вв. — *Ephedra distachya* L. (кустарничек), *Bromus squarrosus* L., *Holosteum umbellatum* L., *Ceratocephalus orthoceras* DC., *Alyssum desertorum* Stapf, *Erophila verna* (L.) Bess., *Meniocus linifolius* (Steph.) DC. (все эти виды, начиная от *Bromus squarrosus*, — эфемеры), *Valeriana tuberosa* L. (эфемероид); паннонско-причерноморско-казахстанские степные вв., встречающиеся также в пределах Паннонской (Венгерской) низменности, а иногда и в соседних странах,[3] — *Carex supina* Willd., *Gagea pusilla* (Schmidt) Roem. et Schult. (эфемероид), *Adonis wolgensis* Stev. (гемиэфемероид), *Kochia laniflora* (S. G. Gmel.) Borb. (однолетний псаммофил),

---

[1] В дальнейшем тексте для краткости сокращено: в — вид, вв — виды.

[2] Средиземье (в широком смысле) охватывает аридные и субаридные территории — Афро-Азиатскую (Сахаро-Гобийскую) пустынную область, занимающую Центральную, Среднюю и Переднюю Азию и пустыни Северной Африки, Евразиатскую степную область и Средиземноморскую гемиксерофитную вечнозеленолесную область в узком смысле, т. е. страны побережья Средиземного моря с климаксовыми сообществами типа гемиксерофитных жестколистных вечнозеленых субтропических лесов.

[3] Следует отметить, что довольно многочисленные виды из географических групп паннонско-причерноморско-казахстанских, паннонско-причерноморских и причерноморских заходят в Закавказье и даже соседние районы Передней и Малой Азии, где встречаются горные степи, а степные виды, широко распространенные в степях Северного Казахстана, нередко встречаются также в составе горных степей Джунгарского Алатау и Тянь-Шаня, преимущественно в северной и центральной частях последнего.

Silene parviflora (Ehrh.) Pers. (псаммофил), *Spiraea crenata* L. (кустарник), *Medicago romanica* Prod., *Linaria genistifolia* (L.) Mill., *Plantago stepposa* Kupr., *Scabiosa ochroleuca* L., *Centaurea ruthenica* Lam., *Linosyris villosa* (L.) DC., *Scorzonera purpurea* L. (лугостепной в.) и др.; причерноморско-казахстанские степные вв. — *Gagea bulbifera* (Pall.) Roem. et Schult. (эфемероид), *Ornithogalum fischerianum* Krasch. (эфемероид), *Tulipa schrenkii* Rgl. (также), *Arenaria longifolia* M.B., *Spiraea hypericifolia* L. (кустарник), *Astragalus virgatus* Pall. (псаммофил), *Caragana frutex* (L.) C. Koch (кустарник), *Euphorbia seguieriana* Neck. (гемипсаммофил), *Cachrys odontalgica* Pall. (гемиэфемероид), *Ferula caspica* M. B. (гемиэфемероид), *Rindera tetraspis* Pall. (гемиэфемероид), *Linaria ruthenica* Błoński, *Pedicularis kaufmannii* Pinzg. (гемиэфемероид), *Verbascum orientale* M. B., *Achillea micrantha* Willd. (*A. gerberi* Willd., псаммофил), *Centaurea adpressa* Ledeb., *Echinops ritro* L. (петрофил), *Jurinea multiflora* (L.) B. Fedtsch., *Scorzonera ensifolia* M. B. (псаммофил), *Serratula erucifolia* (L.) Boriss. (*S. xeranthemoides* M. B., гемиэфемероид) и др.

В пределах настоящей подобласти можно выделить два региональных блока лесостепных и степных провинций: западный — Восточноевропейский и восточный — Западносибирско-Казахстанский.

A_1.Восточноевропейский блок лесостепных и степной провинций

1. **Балкано-Мезийская лесостепная провинция** (Borza, 1960, 1965; Danubische Provinz, H. Meusel, 1965) занимает сравнительно небольшую территорию на крайнем западе степной области, а именно восточные и южные подгорные лёссовые равнины Карпат. Состав растительности носит частично подсредиземноморский характер; в островных массивах лесов господствует восточноподсредиземноморский вид *Quercus pedunculiflora* C. Koch (близкий к *Q. robur* L.); эти массивы перемежаются с отдельными небольшими лесами из более широко распространенного европейского подсредиземноморского вида *Quercus pubescens* Willd. (В их числе гирнецы в юго-западной части Молдавии).

2. **Восточноевропейская лесостепная провинция** (Лавренко, 1942, 1947) простирается от долины Прута до гор Урала. Леса преимущественно дубовые из *Quercus robur* L. и других широколиственных среднеевропейских древесных пород. Луговые степи и остепненные луга с большим участием многих причерноморских видов; из ковылей преобладают *Stipa pennata* L. (западнопалеарктический степной в.), обычный вид для луговых степей Причерноморско-Казахстанской подобласти, а местами в луговых степях и отчасти по северной окраине разнотравно-типчаково-ковыльных степей также *Stipa stenophylla* Czern., западнопалеарктический в., доходящий на востоке до Кокчетавской возвышенности.

а. **Среднеднепровская лесостепная подпровинция** (Лавренко, 1947) охватывает бассейн Среднего Днепра, на востоке примерно до восточной границы Украины. В дубовых лесах этой подпровинции наблюдается значительная примесь среднеевропейского вида *Carpinus betulus* L., а также произрастает ряд других западных видов деревьев, кустарников и травянистых растений, которые в следующую подпровинцию не заходят. В степях большую роль, как и в западной части следующей подпровинции, играет алтайско-европейский в. (с огромным перерывом в ареале между Среднерусской возвышенностью и Алтаем) *Carex humilis* Leyss.; в эту подпровинцию не заходит ряд восточных степных видов, встречающихся в следующей подпровинции (см. далее). Существуют виды, эндемичные для настоящей и следующей лесостепных подпровинций, как например луговостепной и боровой восточноевропейский лесостепной (или северопричерноморский) в. *Centaurea sumensis* Kalen.

б. **Среднерусская (Верхнедонская) лесостепная подпровинция** (Лавренко, 1947) занимает бассейн Верхнего Дона и соседние части бассейна Оки. В дубовых лесах *Carpinus betulus* L. отсутствует, но примесь *Fraxinus excelsior* L. еще значительна. На Среднерусской возвышенности в луговых степях значительна роль *Carex humilis* Leyss., которая на большей части Окско-Донской низменности и на Приволжской возвышенности уже отсутствует. В луговых степях отмечается появление ряда восточных (в основном южносибирских) видов, как например *Artemisia latifolia* Ledeb., *A. sericea* Web. и др. Очень своеобразен состав петрофильных разностей луговых сте-

цей (на выходах мела и девонского известняка) на Среднерусской возвышенности с участием ряда горных элементов: восточных (сибирских, в основном южносибирских) — *Carex pediformis* C. A. Mey., *Bupleurum multinerve* DC., *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel., западных (среднеевропейских) — *Daphne cneorum* L. (*D. julia* K.-Pol.), эндемичных (*Androsace koso-poljanskii* Ovcz. из ряда *Villosae* Hand.-Mazz.) и др.

в. **Закамско-Заволжская лесостепная подпровинция** (Закамская подпровинция, Лавренко, 1947) простирается к югу от Камы и от Волги на западе до р. Белой на востоке. Среднеевропейские элементы в дубовых лесах в видовом отношении уменьшаются в количестве; *Fraxinus excelsior* L. в дубовых лесах отсутствует; увеличивается количество *Tilia cordata* Mill. В составе луговых степей и остепненных лугов уменьшается роль западных элементов; так, если европейский луговостепной в. *Trifolium alpestre* L. и такой же экологии паннонско-причерноморский в. *Linum flavum* L. доходят на востоке до гор Урала, то другие виды с аналогичными типами ареалов и близкой экологией (например, европейские луговостепные виды *Salvia pratensis* L. и *Linosyris vulgaris* Cass.) не переходят к востоку Волгу или незначительно заходят в Заволжье. *Bromus riparius* Rehm. (паннонско-причерноморский в.), хотя и встречается в Заволжье, но не играет в степном травостое такой значительной роли, как к западу от Волги. Увеличивается роль восточных элементов; так, например, в составе петрофитных разностей степей (на карбонатных почвах) заметную роль играет заволжско-казахстанский в. *Stipa korshinskyi* Roshev.

3. **Причерноморская (Понтическая) степная провинция** (Лавренко, 1942, 1954, 1956; Восточноевропейская [Понтическая] провинция, Лавренко, 1947; Westpontische Unterprovinz u. Mittelpontische Unterprovinz, H. Meusel, 1965) занимает территорию к югу от Восточноевропейской лесостепи, вплоть до северного побережья Черного и Азовского морей и предгорий Крыма и Большого Кавказа, а с запада на восток простирается от нижнего Дуная до долины Волги, излучины Дона и возвышенности Ергеней. В степях господствуют следующие дерновинные злаки: *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. (причерноморско-казахстанский в. с иррадиациями ареала), *S. ucrainica* P. Smirn. (западноказахстанско-причерноморский в.), *S. rubens* P. Smirn. (восточнопричерноморско-казахстанский в.), *S. capillata* L. (западносредиземный степной в.), *Festuca sulcata* s. l.[1] (палеарктический, в основном средиземный, степной в.), а также из корневищных злаков — *Bromus riparius* Rhem. (паннонско-причерноморский в.). Из этих видов *Stipa rubens* и *Bromus riparius* доминируют только в разнотравно-типчаково-ковыльных степях, а остальные виды как в этих последних, так и в сухих типчаково-ковыльных и даже пустынных полынно-типчаково-ковыльных степях.

В пределы Причерноморской провинции заходит ряд средиземноморских видов, которые можно назвать причерноморско-средиземноморскими вв.; эти виды не переходят или незначительно переходят на восток Волгу: *Ornithogalum gussonei* Ten. (эфемероид), *Viola kitaibeliana* Roem. et Schult. (эфемер), *Teucrium polium* L., *Valerianella costata* (Stev.) Betcke (эфемер), *Cephalaria transsylvanica* (L.) Schrad., *Xeranthemum annuum* L. и некоторые другие; большинство этих видов петрофильные или петрофильностепные.

Наличие в этой провинции средиземноморских видов объясняется относительной близостью причерноморских степей к Средиземноморской области. В составе степей этой провинции довольно много паннонско-причерноморских видов; некоторые из них не переходят к востоку Волгу, например *Crocus reticulatus* Stev. (эфемероид), *Cytisus austriacus* L. (кустарничек), *Salvia austriaca* Jacq., *Asyneuma canescens* (Waldst. et Kit.) Griseb. et Schenk, *Centaurea orientalis* L., *C. trinervia* Steph.; другие паннонско-причерноморские виды переходят к востоку Волгу, из них некоторые — до гор и р. Урал — *Bromus riparius* Rehm., *Bulbocodium versicolor* (Ker.-Gawl.) Spreng. (эфемероид), *Hyacinthella leucophaea* (C. Koch) Schur (также), *Paeonia tenuifolia* L., *Nepeta parviflora* M. B., *Artemisia monogyna* Waldst. et Kit. и некоторые другие.

---

[1] Степной типчак мы понимаем широко (т. е. объединяя *F. valesiaca* Schleich. и *F. rupicola* Heuff.= *F. sulcata* [Hack.] Nym.), так как вопросы его таксономии на обширном пространстве степей остаются недостаточно изученными, и по традиции называем его *F. sulcata* (s. l.).

Имеется сравнительно небольшое количество паннонско-причерноморских видов, которые довольно далеко заходят на восток в пределы Заволжско-Казахстанской степной провинции; к этим западноказахстанско-паннонско-причерноморским видам относятся: *Iris pumila* L. (на восток до Тобольско-Ишимского и Тургайского флористических районов «Флоры Казахстана», 1956), *Polygonum arenarium* Waldst. et Kit. (псаммофил; до Тоб.-Ишимского и Мугоджарского районов), *Crambe tataria* Sebeok (гемиэфемероид; до Тоб.-Ишимского района), *Cerasus fruticosa* (Pall.) Woron. (кустарник; до западных окраин Центральноказахстанского мелкосопочника и соседних районов к северу), *Amygdalus nana* L. (кустарник; на восток распространен так же, как и предыдущий в.), *Centaurea micranthos* Gmel. (преимущественно петрофил; до Тоб.-Ишимского района), *Taraxacum serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir. (до Тоб.-Ишимского района).

Имеется ряд видов, свойственных в основном Причерноморской степной провинции, но заходящих довольно далеко на восток, в пределы следующей Заволжско-Казахстанской степной провинции; некоторые из этих западноказахстанско-причерноморских видов достигают только Актюбинского, Мугоджарского или Тобольско-Ишимского флористических районов, как они приняты во «Флоре Казахстана» (т. I, 1956), другие идут далее на восток, достигая Тургайского района или даже западной части района Западного мелкосопочника в трактовке того же районирования «Флоры Казахстана» (далее указывается, как и выше, восточная окраина ареала соответствующих видов). Из видов, относящихся к этому геоэлементу и распространенных в пределах всей Причерноморской провинции, укажем следующие: *Tulipa biebersteiniana* Schult. (гемиэфемероид, до западной части Центральноказахстанского мелкосопочника), *Dianthus andrzejowskianus* (Zapal.) Kulcz. (до Тоб.-Ишимского и Актюбинского флористических районов), *Cytisus ruthenicus* Fisch. (кустарник; на восток до верховьев Тобола и Мугоджар), *Lathyrus pallescens* (M. B.) C. Koch (до Актюбинского района), *Asperula octonaria* Klok. (до Мугоджар), *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. (до Тургайского района), *Cirsium serrulatum* (M. B.) M. B. (также), *Jurinea arachnoidea* Bge. (до Актюбинского района) и некоторые другие. Некоторые западноказахстанско-причерноморские виды встречаются только в более южных районах Причерноморской провинции, а именно в Приазовско-Черноморской подпровинции; о них будет сказано далее.

В границах Причерноморской степной провинции для степных сообществ на почвах разного механического состава, а также для тимьянниковых сообществ (на каменистых обнажениях) характерно наличие большого числа видов, не выходящих за пределы этой провинции или встречающихся также в соседних лесостепных провинциях того же блока, или заходящих, обычно незначительно, на западную окраину Заволжско-Казахстанской степной провинции. Из таких причерноморских (понтических) видов, свойственных всей провинции, упомянем следующие: а) не переходят к востоку Волгу — *Allium pulchellum* G. Don, *Polygonum bordzilovskii* Klok. (псаммофил), *Clematis pseudoflammula* Schmalh., *Dianthus lanceolatus* Stev., *D. platyodon* Klok. (псаммофил), *Silene supina* M. B. (петрофил), *Syrenia ucrainica* Klok. (псаммофил), *Potentilla astracanica* Jacq. (петрофил), *Euphorbia stepposa* Zoz, *Myosotis popovii* Dobrocz., *Anthemis ruthenica* M. B. (псаммофил) и др.; б) переходят к востоку за Волгу — *Peucedanum ruthenicum* M. B., *Pimpinella titanophila* Woron. (петрофил), *Seseli campestre* Bess., *Goniolimon tataricum* (L.) Boiss., *Limonium latifolium* (Smith) Kuntze, *Salvia nutans* L., *Thymus pallasianus* H. Br. (псаммофил), *Achillea leptophylla* M. B. (преимущественно петрофил) и др. Из последней подгруппы некоторые виды переходят к востоку за Волгу незначительно, другие доходят до Башкирии и Чкаловской области. Существует значительное число причерноморских видов, встречающихся только или преимущественно в Приазовско-Черноморской подпровинции (см. далее).

В пределах Причерноморской (Понтической) провинции можно выделить две подпровинции — более южную Приазовско-Черноморскую и северо-восточную Среднедонскую.

а. **Приазовско-Черноморская степная подпровинция** (Черноморско-Азовская подпровинция, Лавренко, 1947) охватывает бассейны рек Дуная, Днестра, Днепра, Дона и Кубани в нижнем их течении, а Днепра частично и в среднем течении, а также равнинную часть Крымского полуострова. Именно в степях этой подпровинции значительна роль *Stipa ucrainica* P. Smirn., а в пустынных степях (к востоку от Днепра) велико участие *Artemisia taurica* Willd. (причерноморский в., незначительно заходящий к востоку от Волги в ее нижнем течении).

Выше для Причерноморской провинции в целом был приведен список западноказахстанско-причерноморских видов, встречающихся в обеих подпровинциях. Имеется ряд западноказахстанско-причерноморских видов, ограниченных в своем распространении настоящей подпровинцией или только незначительно проникающих в Среднедонскую степную подпровинцию; эти виды можно назвать западноказахстанско-южнопричерноморскими: *Astragalus dolichophyllus* Pall. (гемиэфемероид; на восток до Приаралья), *Cytisus borysthenicus* Grun. (псаммофильный кустарник; на восток до Кустаная и Мугоджар), *Centaurea talievii* Kleop. (на восток до Тургайского флористического района), *C. trichocephala* M. B. (на восток до Мугоджар). К этому геоэлементу близок также и *Stipa ucrainica*, распространенный на восток до бассейна р. Эмбы.

Велико количество причерноморских (понтических) видов, эндемичных для всей подпровинции или незначительно заходящих в следующую подпровинцию (южнопричерноморские вв.); эти виды не переходят к востоку Волгу: *Cleistogenes maeotica* Klok. et Zoz (петрофил), *Koeleria lobata* (M. B.) Roem. et Schult. (*K. brevis* Stev., петрофил), *Allium guttatum* Stev., *Bellevalia sarmatica* (Pall.) Woron. (эфемероид), *Gagea szovitsii* (Lang) Bess. (эфемероид). *Hyacinthella pallasiana* (Stev.) Losinsk. (эфемероид, петрофил), *Cerastium ucrainicum* Pacz. (эфемер), *Dianthus guttatus* M. B., *Syrenia dolichostylos* Klok. (псаммофил), *Astragalus novoascanicus* Klok. (гемиэфемероид), *Caragana mollis* (DC.) Bess. (кустарник, петрофил), *C. scythica* (Kom.) Pojark. (кустарник), *Genista scythica* Pacz. (петрофил), *Goniolimon graminifolium* (Ait.) Boiss. (псаммофил), *Thymus dimorphus* Klok. et Schost. (петрофил), *Cymbochasma borysthenica* (Pall.) Klok. et Zoz (петрофил), *Verbascum ovalifolium* Donn, *Achillea micranthoides* Klok., *Centaurea marschalliana* Spreng. (петрофил) и др.[1] Следует отметить, что род *Cymbochasma* (Endl.) Klok. et Zoz, если его выделять из ближайшего к нему центральноазиатского рода *Cymbaria* L., является эндемичным для Причерноморья. Упомянутые в этом списке петрофилы связаны преимущественно с обнажениями третичных известняков, широко распространенных в южном Причерноморье.

В настоящей подпровинции встречаются также западнопричерноморские виды, не переходящие или незначительно переходящие на восток р. Днепр; например, *Linaria biebersteinii* Bess., *Asperula tyraica* Bess., *Tanacetum odessanum* (Klok.) Tzvel. (петрофил), *Carduus tyraicus* Klok.

В Приазовско-Черноморской подпровинции среди причерноморских видов имеются узкие эндемы, приуроченные преимущественно к пескам надлуговых террас долин рек или к выходам гранита. Так, Нижнему Днепру свойственны следующие нижнеднепровские псаммофилы: *Agropyron dasyanthum* Ledeb., *Thymus borysthenicus* Klok. et Schost. (низовья Днепра), *Centaurea breviceps* Iljin (также), *C. konkae* Klok. (пески от Днепропетровска до Запорожья), *Jurinea laxa* Iljin (низовья Днепра); к Нижнему Бугу (окрестности Николаева) приурочен нижнебугский псаммофил *Centaurea margaritacea* Ten. и др. На гранитах Приазовского плато по северному побережью Азовского моря встречаются следующие северо-приазовские гранитные эндемы: *Erodium beketovii* Schmalh. и *Thymus graniticus* Klok. et Schost. — на гранитах по нижнему течению Кальмиуса; *Achillea glaberrima* Klok. и *Centaurea pseudoleucolepis* Kleop. — на гранитных сопках «Каменные Могилы». К приморским литоральным пескам и ракушникам также приурочено несколько литоральных причерноморских эндемов, но на этом я не имею возможности останавливаться.

В восточной части настоящей подпровинции имеются степные виды, более или менее далеко уходящие в Заволжско-Казахстанскую провинцию: восточнопричерноморско-казахстанский в. *Limonium sareptanum* (A. Beck.) Gams; восточнопричерноморско-западноказахстанские вв. — *Trinia hispida* Hoffm., *Carduus uncinatus* M. B. и некоторые другие.

Следует также отметить, что на крайнем юге этой подпровинции по побережью Азовского и Черного морей, на прибрежных мокрых солончаках, довольно широко распространены некоторые галофильнопустынные вв. — *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B. (средиземный в.), *Limonium suffruticosum* (L.) Kuntze (ирано-туранский в.), а на побережье Сиваша, также на солончаках, имеются изолированные местонахождения таких восточных видов, как *Ofaiston monandrum* (Pall.) Moq. (казахстанско-

[1] Мною (Лавренко, 1968) к причерноморским видам была, видимо, ошибочно отнесена *Ferula orientalis* L., которая, помимо южных причерноморских степей, встречается также в Восточном Закавказье и вне СССР в Армяно-Курдистанском районе в трактовке последнего, принятой во «Флоре СССР» (т. 17).

северотуранский в.) и *Tetradiclis tenella* (Ehrenb.) Litv. (турано-иранский в.). В Присивашье изолированно встречается также казахстанско-северотуранский в. *Salsola laricina* Pall. В глубь страны эти виды не заходят.

б. **Среднедонская степная подпровинция** (Лавренко, 1947) занимает бассейн Среднего и отчасти Нижнего Дона, от правого берега Донца до правого берега Волги и возвышенности Ергени. Причерноморский перистый ковыль *S. ucrainica* встречается, видимо, только на крайнем юго-востоке этой подпровинции; довольно широко здесь распространен восточный, в основном казахстанский, перистый ковыль *S. rubens*, местами входящий в состав господствующих видов. Обычны и многие другие восточные виды. Так, здесь встречается ряд восточнопричерноморско-казахстанских видов, широко распространенных в степях Заволжья и Казахстана и произрастающих в настоящей подпровинции, но не заходящих или заходящих незначительно в предыдущую подпровинцию: *Dianthus leptopetalus* Willd., *Onosma simplicissimum* L. (включая *O. tanaiticum* Klok., петрофил), *Salvia stepposa* Schost., *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr. (преимущественно петрофил), *Linosyris tatarica* (Less.) C. A. Mey. (в юго-восточной части подпровинции), *Tanacetum achilleifolium* (M. B.) Sch. Bip. и др. Часть этих видов (помимо двух последних) встречается и в соседней Среднерусской лесостепной подпровинции. *Linosyris tatarica* и *Tanacetum achilleifolium* являются содоминантами в сухостепных сообществах. Преимущественно в этой подпровинции произрастает восточнопричерноморско-заволжский кустарничек *Calophaca wolgarica* (L. f.) Fisch. (также Донецкий кряж). В юго-восточную и восточную часть провинции заходят два восточных полукустарничковых вида полыни из подрода *Seriphidium*: восточнопричерноморско-западноказахстанский пустынностепной и пустынный в. *Artemisia lercheana* Web. (*A. incana* auct.) и казахстанско-северотуранский пустынный в. *A. pauciflora* Web. Оба эти вида приурочены преимущественно к солонцам и довольно далеко продвигаются на север по правобережью Волги. Все это указывает на усиление в этой подпровинции восточных элементов.

На песчаных террасах Дона и Донца обычен местный эндем *Agropyron tanaiticum* Nevski, близкий к днепровскому *A. dasyanthum* Ledeb. (см. выше). Для правых берегов большинства рек характерны выходы мела, на которых в составе тимьянников с господством петрофильных полукустарничков встречаются многочисленные специфические для этого субстрата виды как широко распространененные в разных районах, где имеются выходы мела, так и являющиеся эндемами настоящей подпровинции (восточнопричерноморские и нижне-среднедонские вв.): из полукустарничков — *Hyssopus cretaceus* Dubjan., *Thymus cretaceus* Klok. et Schost., *Scrophularia cretacea* Fisch., *Artemisia hololeuca* M. B.,[1] из многолетних трав — *Festuca cretacea* Czern., *Erysimum cretaceum* (Rupr.) Schmalh., *Hedysarum cretaceum* Fisch. и др.

Приволжским (в основном правобережноволжским) эндемом является петрофильный в. *Tanacetum sclerophyllum* (Krasch.) Tzvel., произрастающий на мелах и известняках.

$А_2$. Западносибирско-Казахстанский блок лесостепной и степной провинций

4. **Западносибирская лесостепная провинция** (Лавренко, 1942, 1947, 1954, 1956) протягивается довольно широкой полосой от Урала до Кузнецкого Алатау. Леса разбросаны небольшими участками (колки) и состоят из мелколиственных пород, главным образом из *Betula pendula* Roth и *Populus tremula* L.; широколиственные леса отсутствуют. Большинство преобладающих растений в луговых степях и остепненных лугах то же, что и в Восточноевропейской лесостепной провинции (*Stipa pennata* L., *Festuca sulcata* s. l., *Koeleria cristata* [L.] Pers., *Poa angustifolia* L. и др.); однако сюда не заходит большинство западных видов (паннонско-причерноморских и причерноморских и др.), встречающихся в последней провинции, и, наоборот, возрастает число южносибирских и казахстанских видов. Бóльшая часть этой провинции располагается в пределах Западносибирской низменности, благодаря чему в провинции широко распространены галофитные комплексы, состоящие из галофитных разностей остепненных лугов и луговых степей, осиново-березовых рощиц, осоковых болот в западинах и пр. В различных частях этой лесостепной провинции имеются некоторые отличия, однако, видимо, не настолько большие, чтобы выделять подпровинции.

5. **Заволжско-Казахстанская степная провинция** (Лавренко, 1956; Казахстанская провинция, Лавренко, 1942, 1947, 1954; Ostpontische

---

[1] Некоторые из этих видов встречаются изолированно на мелу на южной окраине Донецкого кряжа, в бассейне р. Крынки.

Unterprovinz u. Südsibirische Provinz, H. Meusel, 1965) простирается широкой полосой от долин Нижней Волги и Нижнего Дона (в его излучине) до юго-западного Алтая и границы СССР с КНР.[1] В полосе разнотравно-типчаково-ковыльных степей основным зональным господствующим видом ковыля является на всем протяжении провинции *Stipa rubens* P. Smirn. (восточнопричерноморско-казахстанский в.), в полосе сухих степей — *S. lessingiana* Trin. et Rupr. (причерноморско-казахстанский в. с большими иррадиациями ареала к югу, в горные степи), в полосе пустынных степей — *S. sareptana* A. Beck. (казахстанский в.); на более легких почвах (супесях, легких суглинках) — *S. capillata* L. (западносредиземный степной в.), а на песчаных почвах — *Stipa pennata* s. l. (западнопалеарктический степной в.); на щебнистых почвах часто господствует *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski (палеарктический степной в.), а на карбонатных черноземах — *Stipa korshinskyi* Roshev. (заволжско-казахстанский в.). На щебнистых почвах сопок образует сообщества низкорослый вид ковыля — *S. orientalis* Trin. (восточноказахстанско-западноцентральноазиатский в.), часто совместно с *Artemisia frigida* Willd. (в пределах Азии — казахстанско-сибирско-монгольский в.).[2] К сильно солонцеватым почвам и солонцам (часто солончаковатым) в пустынностепной полосе приурочены сообщества галофильностепного вида *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski (восточносредиземный, в основном пустынностепной в.). Обычна в степях разного типа *Festuca sulcata* s. l. (палеарктический степной в.). В пустынных степях в большом количестве встречается ряд полукустарничковых видов *Artemisia* из подрода *Seriphidium*, характерных для отдельных подпровинций (см. далее); в пределах всей провинции на солонцах в сухих и особенно пустынных степях часто господствует *A. pauciflora* Web. (казахстанско-северотуранский в.), также относящаяся к указанному подроду. На солонцах и солонцах-солончаках, а также на выходах засоленных горных пород в полосе пустынных степей, заходя и на южную окраину сухих типчаково-ковыльных степей, образуют сообщества виды из сем. Маревых с казахстанско-северотуранским ареалом[3] — *Atriplex cana* C. A. Mey., *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth., *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bge. (Лавренко и Никольская, 1963). В пределах всей провинции по окраинам озер и солончаковатых котловин, в долинах рек, преимущественно на низких надлуговых террасах, и по лощинам в степи преимущественно на несколько засоленных, но достаточно увлажненных главным образом за счет грунтовых вод почвах образует мощные сообщества огромный злак *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski (*Lasiagrostis splendens* [Trin.] Kunth), восточносредиземный в., широко распространенный в степях Казахстана, Южной Сибири и Монголии, а также в пустынях Северного Турана и Центральной Азии.

Выше уже были перечислены геоэлементы и соответствующие виды, которые являются общими для всей Причерноморско-Казахстанской степной подобласти. Ряд в основном казахстанских видов заходит в восточную часть Причерноморской провинции; эти виды относятся к восточнопричерноморско-казахстанскому и восточнопричерноморско-западноказахстанскому геоэлементам. Довольно многочисленные примеры видов, относящихся к указанным геоэлементам, приведены выше при характеристике Причерноморской провинции.

Далее мы остановимся на геоэлементах, встречающихся в Заволжско-Казахстанской провинции и не представленных в Причерноморской провинции или крайне незначительно заходящих на восточную окраину последней. Из подобных заволжско-казахстанских вв.,

[1] Эта провинция заходит, видимо, на южный склон Алтая в Китае, но не проникает в пределы Монгольской Народной Республики.

[2] *Artemisia frigida* встречается также в степях Северной Америки; таким образом, если учитывать весь его ареал, этот вид нужно отнести к голарктическим степным видам, точнее к североамериканско-восточнопалеарктическим.

[3] Виды с казахстанско-северотуранским типом ареала распространены как в пределах северотуранских пустынь, так и степей Северного Казахстана, преимущественно в полосе пустынных и отчасти сухих степей.

в большинстве случаев доходящих до восточной части Заволжско-Казахстанской провинции, назовем *Stipa korshinskyi* Roshev., *Tulipa biflora* Pall. (эфемероид), *T. patens* J. Agardh (также), *Peucedanum morissonii* Bess. (в Заволжье отсутствует; казахстанский в.), *Berteroa spathulata* (Steph.) C. A. Mey. (петрофил; казахстанский в.), *Phlomis puberula* Kryl. et Serg., *Scabiosa isetensis* L. (петрофил; на запад до правого коренного берега Волги), *Galatella divaricata* (Fisch.) Novopokr., *Tanacetum kittaryanum* (C. A. Mey.) Tzvel. (петрофильностепной), *Serratula cardunculus* (Pall.) Schischk., *Centaurea kasakorum* Iljin (петрофил; также в Тянь-Шане), *C. sibirica* L. (петрофильностепной), *C. turgaica* Klok. (также) и др. К этому геоэлементу очень близки по характеру своего распространения два восточнопричерноморско-казахстанских вида, незначительно заходящих в Причерноморье — *Linosyris tatarica* и *Tanacetum achilleifolium*, о которых уже упомянуто выше; эти два вида играют значительную роль в составе сухостепных и пустынностепных сообществ настоящей провинции.

Для Заволжско-Казахстанской провинции характерно также наличие ряда монгольско-казахстанских видов, широко распространенных как в этой провинции, так и в Центральноазиатской степной подобласти, преимущественно в Монгольской степной провинции, например *Agropyron desertorum* (Fisch.) Schult., *A. fragile* (Roth) Nevski (*A. sibiricum* [Willd.] Beauv.; псаммофил),[1] *Iris tenuifolia* Pall. (псаммофил), *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. и др.; все эти виды заходят и в соседние районы пустынной области; первые два вида выступают иногда в роли доминантов в степных сообществах. К этому геоэлементу близка группа степных видов с южносибирско-казахстанско-монгольским ареалом, каковы например, *Carex duriuscula* C. A. Mey. (в Заволжье отсутствует), *Potentilla acaulis* L. (в Заволжье отсутствует; петрофильностепной в.), *P. bifurca* L., *Artemisia glauca* Pall.[2] и др.

В пределах этой провинции довольно далеко на север заходят по солончакам многие пустынные галофильные виды — *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. B. (средиземный в.), *Halostachys caspica* (M. B.) C. A. Mey. (гобийско-туранский в.), *Suaeda physophcra* Pall. (в основном казахстанско-северотуранский в.), виды *Kalidium* и др. Особенно много пустынных видов заходит в южную часть полосы пустынных степей, пограничную с пустынной областью (Карамышева и др., 1969).

Обширная Заволжско-Казахстанская провинция разделяется на несколько подпровинций.

а. **Заволжско-Западноказахстанская степная подпровинция** (Заволжско-Уральская и Мугоджарско-Тургайская подпровинции, Лавренко, 1947) занимает обширную территорию от Заволжья и Ергеней на западе до Тургайской столово-останцевой равнины на востоке; восточную границу этой подпровинции хорошо маркирует западная окраина Центральноказахстанского мелкосопочника. Ранее я (Лавренко, 1947) эту территорию разделял в ботаникогеографическом отношении на две подпровинции, названные выше. Однако, видимо, различия в растительном покрове западной и восточной частей Заволжско-Западноказахстанской подпровинции не настолько велики, чтобы их выделять в таком относительно высоком ранге.

Как уже упомянуто выше, ряд видов, свойственных в основном Причерноморской провинции, заходит в западную часть Заволжско-Казахстанской провинции, в ее Заволжско-Западноказахстанскую подпровинцию; эти виды принадлежат к следующим геоэлементам: паннонско-причерноморскому и причерноморскому (некоторые виды), западноказахстанско-паннонско-причерноморскому, западноказахстанско-причерноморскому и западноказахстанско-южнопричерноморскому. Одни из этих видов заходят только в Заволжье или доходят до гор и р. Урал; другие продвигаются дальше к востоку, до Актюбинского или Мугоджарского и Тобольско-Ишимского флористических районов «Флоры Казахстана» (I, 1956); и, наконец, третья группа этих западных по отношению к Казахстану степняков распространена на восток до Тургайского флористического района или даже до западных окраин Западного мелкосопочника

---

[1] Эти два вида (житняки) заходят и на восточную окраину Причерноморской провинции.

[2] *A. glauca* — растение, характерное для менее ксерофитных степей, а также *Carex duriuscula* C. A. Mey. и *Artemisia frigida* Willd. встречаются и в Северной Америке, т. е. являются голарктическими степными растениями.

в трактовке «Флоры Казахстана». Примеры подобного распространения уже приведены выше при характеристике Причерноморской провинции. С этой же подпровинцией связано распространение и восточнопричерноморско-западноказахстанских видов, о которых также было упомянуто выше.[1]

Таким образом, при общем восточном (казахстанском) характере растительного покрова этой подпровинции ей свойственны и некоторые черты переходности к западной Причерноморской провинции.

Существуют некоторые виды, особо характерные для этой подпровинции; упомянем о двух полынях: *Artemisia lercheana* Web. — восточнопричерноморско-западноказахстанский в., играющий роль содоминанта в зональных пустынных степях этой подпровинции, по солонцам и сильно солонцеватым каштановым почвам идущий далеко к северу, вплоть до разнотравно-типчаково-ковыльных степей, образующий сообщества также и в пустынной части Прикаспия; *A. lessingiana* Bess. — западноказахстанский петрофильный в., распространенный от Общего Сырта до Мугоджар и несколько севернее последних, часто доминирующий на обнажениях различных пород. В эту же подпровинцию заходят и некоторые восточные виды, обычные в следующих подпровинциях. Так в Мугоджарах встречаются: *Stipa orientalis* Trin. (петрофил; восточноказахстанско-западноцентральноазиатский в.), *S. kirghisorum* P. Smirn. (казахстанско-среднеазиатский в основном горностепной в.) и др. Из петрофилов характерны для настоящей подпровинции *Dianthus acicularis* Fisch. (заволжско-западноказахстанский в., широко распространенный также на Южном Урале), *Hedysarum razoumovianum* Fisch. et Helm. (заволжско-западноказахстанский в., распространенный от Высокого Заволжья на восток до Актюбинского и Тобольско-Ишимского районов «Флоры Казахстана»), *Tanacetum saxicolum* (Krasch.) Tzvel. (мугоджарский в.), *Jurinea mugodsharica* Iljin (также) и некоторые другие.

На Общем Сырте и в Зауралье, в бассейне р. Уил, имеются меловые обнажения с рядом широко распространенных видов, специфических для этого субстрата, но гораздо более бедные по видовому составу, чем тимьянники на мелу в бассейне Дона и Донца.

Следует заметить, что Мугоджары и флористически, и фитоценотически во многом близки к Центральноказахстанскому мелкосопочнику (Дохман, 1949).

б. **Восточноказахстанская степная подпровинция** (Лавренко, 1947, но без горных округов — Кокпектинско-Колбинского, Нарымского, Тарбагатайского и Саурского, а также без Зайсанского округа; Центральноказахстанская и Восточноказахстанская подпровинции Карамышевой и Рачковской, 1966) охватывает северную (степную) часть Центральноказахстанского мелкосопочника. В настоящей подпровинции основные доминирующие виды степных дерновинных злаков в степных сообществах трех основных полос (подзон) те же, что и в предыдущей подпровинции, т. е. являются общими для всей Заволжско-Казахстанской провинции (см. выше). Основные отличия в растительном покрове Восточноказахстанской подпровинции от предыдущей, о которых сказано далее, объясняются большей континентальностью климата этой подпровинции, а также широким распространением щебнистых почв и каменистых обнажений пород разнообразной литологии и мелкосопочным рельефом, переходящим в центральных частях подпровинции и на юго-востоке ее в низкогорья. С последними связано появление вертикальной поясности в распределении основных типов степной растительности, которое выражается в развитии на низкогорных возвышенностях менее ксерофитных степных сообществ (разнотравно-типчаково-ковыльных или даже луговых степей) в окружении на соседних менее повышенных территориях сухих или пустынных степей. В низкогорьях встречаются также небольшими участками осиновые, березовые и сосновые лески.

С этой подпровинцией во всех ее широтных полосах или подзонах связано широкое распространение кустарниковых степей и зарослей степных кустарников (Быков и Степанова, 1953; Карамышева, 1961; Сафронова, 1967; Карамышева и Рачковская, 1966), что объясняется преобладанием здесь более или менее щебнистых почв. Следующие виды кустарников выступают здесь в качестве господствующих (в кустарниковых зарослях) или согосподствующих (в кустарниковых степях): *Spiraea crenata* L. (паннонско-причерноморско-казахстанский в.), *S. hypericifolia* L. (причерноморско-казахстанский в.), *Caragana frutex* (L.) C. Koch (также), *C. pumila* Pojark. (восточноказахстанский в.), а в полосе пустынных степей также *C. balchaschensis* (Kom.) Pojark. (казахстанско-северотуранский в.). В составе пустынных степей большую роль играют восточные виды полыней из подрода *Seriphidium*: *A. sublessingiana* (Kell.) Krasch. (северотуранско-восточноказахстанский петрофильностепной в., заходящий в Северный Тянь-Шань и северотуранские пустыни), *A. gracilescens* Krasch. et Iljin (джунгарско-восточноказахстанский, в основном пустынностепной в.), *A. albida* Willd. (*A. compacta* Fisch.; восточноказахстанско-джунгарско-тяньшаньский пустынностепной в.). В южной части провинции, преимущественно в пустынностепной полосе, широко распространены *Stipa orientalis* Trin. — восточноказахстанско-западноцентральноазиатский петрофильный в., образующий сообщества на каменистых вершинах и взлобках

---

[1] Б. А. Быков (1966) показал на карте (рис. 9) распространения степных растений в Казахстане пять групп видов западных по отношению к Казахстану. В число этих видов, относящихся к разным геоэлементам, входят и степные, и тимьянниковые виды, частично упомянутые нами выше, и ряд других. Первые четыре группы не выходят за пределы нашей Заволжско-Западноказахстанской подпровинции.

сопок, а также *S. kirghisorum* P. Smirn. — восточноказахстанско-среднеазиатский горностепной ковыль, также иногда образующий сообщества.

Ряд степных видов является восточноказахстанским, не выходящим или более или менее незначительно выходящим за пределы настоящей подпровинции (некоторые заходят в Джунгарский Алатау и Китайскую Джунгарию): *Eremurus altaicus* (Pall.) Stev., *Iris scariosa* Willd., *Ferula songorica* Pall. (гемиэфемероид), *Brachanthemum kasakhorum* Krasch. (петрофил), *Serratula dissecta* Ledeb. (петрофильностепной в.) и др. К предыдущей группе близок восточноказахстанско-джунгарский геоэлемент, более или менее значительно заходящий в Китайскую Джунгарию, к которому относится *Brachanthemum fruticulosum* (Ledeb.) DC. (петрофил). Олиготипный род *Brachanthemum* является восточноказахстанско-североцентральноазиатским.

Естественно, что в Восточноказахстанской подпровинции, одной из наиболее восточных в Причерноморско-Казахстанской степной подобласти, встречается значительное число видов, общих с Монголией. Сюда относятся, например, следующие виды: *Stipa sibirica* (L.) Lam. (восточнопалеарктический луговостепной в. с иррадиациями ареала в горах Центральной Азии; на запад до восточной части Центральноказахстанского мелкосопочника; изолированно в Дагестане), *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey. (восточнопалеарктический петрофильный в.; на запад до Урала), *Potentilla acaulis* L. (южносибирско-казахстанско-монгольский псаммо- и петрофильностепной в.); эти виды весьма обычны в Монголии. Восточноказахстанско-монгольскими петрофильностепными вв. являются: *Ptilotrichum canescens* C. A. Mey., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bge. (двулетник), *Eritrichium rupestre* (Pall.) Bge. (горнопетрофильностепной в.); к восточноказахстанско-западномонгольским вв. относятся:[1] *Androsace ovczinnikovii* Schischk. et Bobr. (более точное определение географии этого в. — каркаралинско-джунгаро-алтайский горнопетрофильный в.), *Veronica pinnata* L. (петрофильностепной в.), *Ajania fruticulosa* (Ledeb.) Poljak. (петрофил), *Ancathia igniaria* (Spreng.) DC. (петрофил; изолированно в Дагестане) и некоторые другие.

На юго-востоке подпровинции, в районе Каркаралинска, и ближе к Тарбагатаю (Чингизтау) имеется ряд низкогорных массивов, к вершинам которых в составе горных луговых степей (часто с господством восточнопалеарктического или восточноевропейско-сибирского в. *Carex pediformis* C. A. Mey.) и петрофильных сообществ разного типа приурочены местонахождения горных видов; из них уже упомянуты *Androsace ovczinnikovii* (из подсекции *Villosae* Hand.-Mazz., к которой принадлежит ряд высокогорных вв.), *Eritrichium rupestre*; упомянем еще о каркаралинско-южноалтайском в. *Papaver tenellum* Tolm. (из секции *Scapiflora* Rchb., к которой принадлежат многие высокогорные и арктические вв.) и о джунгаро-тяньшаньском высокогорном в. *Oxytropis chionobia* Bge. (Карамышева и Рачковская, 1966).

В пределах подпровинции встречаются петрофильные виды, являющиеся узкими эндемами, например *Tanacetum ulutavicum* Tzvel. — эндем гор Улутау, *T. scopulorum* (Krasch.) Tzvel. — эндем Каркаралинских низкогорий.[2]

З. В. Карамышева и Е. И. Рачковская (1966) в своей упомянутой выше интересной работе предложили Восточноказахстанскую подпровинцию в моем толковании разделить на две подпровинции: Центральноказахстанскую и Восточноказахстанскую. Основания для этого следующие: большее богатство флоры последней, появление в Восточноказахстанской подпровинции указанных авторов ряда видов, характерных для более восточной Центральноазиатской степной подобласти, а также широкое распространение на незасоленных щебнистых субстратах разнообразных сообществ кустарниковых степей из формаций Stipeta capillatae, Stipeta kirghisorum, Helictotricheta desertorum. Широкое распространение незасоленных субстратов связано с местными условиями литологии; богатство флоры, широкое развитие Helictotricheta desertorum, а также наличие явлений вертикальной поясности, вплоть до появления некоторых высокогорных видов (см. выше), связано с наличием низкогорных поднятий. Последние вместе с прилегающими к ним высокими мелкосопочниками образуют естественную Каркаралинско-Чингизтавскую группу низкогорных степных округов, примыкающую с запада к Зайсанской котловине. Увеличение количества восточных (монгольских) геоэлементов на востоке Восточноказахстанской подпровинции в моем смысле понятно и аналогично увеличению причерноморских геоэлементов в Западноказахстанской степной подпровинции при движении к западу (например, в Заволжье). Окон-

---

[1] Эти виды встречаются и в Китайской Джунгарии; для краткости эпитет «джунгарско» опускается.

[2] Список эндемичных видов для востока степной области в Казахстане приводит также Б. А. Быков (1966).

чательное решение этого вопроса следует отложить до опубликования более полной работы указанных авторов.

З. В. Карамышева и Е. И. Рачковская (1966) на востоке Казахстана в пределах степной области выделяют две горностепные провинции — Колбинско-Южноалтайскую и Тарбагатайско-Саурскую. Южноалтайскую провинцию (Südaltaische Provinz) выделяет и Г. Мейзель (Meusel, 1965), но с включением в эту провинцию и Зайсанской котловины. Ранее эти горные системы в ботаникогеографическом отношении рассматривались мною в ранге округов (Лавренко, 1947). Я согласен с этими авторами в том, что эти горные территории следует трактовать в более высоком ранге, но не в качестве провинций, а подпровинций, включая их в ту же Заволжско-Казахстанскую провинцию.

в. Колбинско-Южноалтайская горностепная подпровинция,
г. Тарбагатайско-Саурская горностепная подпровинция.

Основание для такой трактовки заключается в том, что подгорные равнины и низкогорные, а местами и среднегорные пояса в этих горах заняты степями с господством дерновинных злаков, характерных для всей Заволжско-Казахстанской провинции, — *Stipa rubens*, *S. lessingiana*, *S. capillata*, *Helictotrichon desertorum*, *Festuca sulcata* s. l. На южном и западном макросклонах хребтов между степным и высокогорным субальпийским поясом вклинивается хорошо выраженный среднегорный кустарниковый пояс, представленный более или менее остепненными зарослями кустарников. В составе последних особенно большую роль играют следующие ксеромезофильные или мезоксерофильные виды: *Rosa spinosissima* L. (западнопалеарктический в.), *Spiraea hypericifolia* L. (причерноморско-казахстанский в.) и *Amygdalus ledebouriana* Schlecht. (джунгаро-тарбагатайско-южноалтайский в.), близкий к степному *A. nana* L. Помимо *Amygdalus ledebouriana*, среди кустарников, принимающих участие в сложении Fruticeta кустарникового пояса Южного Алтая и Тарбагатая, встречаются и другие местные эндемы: *Calophaca howenii* Schrenk. (аягузско-тарбагатайский в.), *Daphne altaica* Pall. (тарбагатайско-южноалтайский в.). Леса в Южном Алтае, Тарбагатае и Сауре занимают ничтожную площадь. Высокогорные пояса (субальпийский и альпийский) частично остепнены, особенно в Тарбагатае; в альпийском поясе преобладают кобрезиевники. Высокогорные пояса Южного Алтая более бореализованы, чем в Тарбагатае и Сауре. Так, в субальпийском поясе Южного Алтая образует заросли сибирский высокогорный вид *Betula rotundifolia* Spach, отсутствующая в Тарбагатае и Сауре. В Тарбагатае и Сауре, преимущественно в нижних поясах — степном и пустынно-степном, увеличивается количество восточных элементов, характерных для Центральноазиатской степной подобласти (появляются столь характерные для последней *Allium polyrrhizum* Turcz. и *Artemisia pectinata* Pall., но большой роли в травостое здесь еще не играют). В этих же горах, особенно в Тарбагатае, появляются представители некоторых южных среднеазиатско-иранских родов, например два вида *Acantholimon* (в Тарбагатае — наиболее северные местонахождения этого рода).

Сведения о растительности этих двух подпровинций см. в работе З. В. Карамышевой и Е. И. Рачковской (1966) и в прекрасной монографии Е. Ф. Степановой (1962) о растительности и флоре Тарбагатая.

В заключение отметим, что охарактеризованный здесь проект ботаникогеографического районирования степной области Евразии весьма близок к климатическому районированию степной области в пределах СССР на карте «Климатического районирования» (СССР) А. А. Григорьева и М. И. Будыко, опубликованной в «Физикогеографическом атласе Мира» (стр. 203; 1964). Эти авторы степную область в пределах СССР (включая в последнюю также лесостепь и пустынную степь), от Нижнего Дуная до верхнего течения Иртыша, т. е. иначе говоря, в границах Причерноморско-Казахстанской подобласти в нашем смысле, делят на две крупные единицы — западную (по своему положению Причерноморскую) и восточную (Заволжско-Казахстанскую, включая сюда и лесостепь Западной Сибири). Границу между этими крупными территориями указанные авторы проводят не по долине Волги, как делает это автор настоящей статьи, а вкось к последней. Западная (Причерноморская) территория степной области имеет шифр III 4E, который расшифровывается следующим образом: 1) недостаточно влажно (индекс сухости 1.00—3.00); 2) тепло, т. е. сумма температур земной поверхности за период с температурой воздуха выше 10°=2200—4400°; 3) умеренно мягкая зима (средняя температура января от 0 до —13°). Восточная (Заволжско-Казахстанская) территория степной области снабжена шифром III 4C, т. е. основное отличие от предыдущего

климатического региона заключается в более суровой зиме: она умеренно суровая со средней температурой января более низкой, от —13 до —32°, и при том малоснежная (наибольшая среднедекадная высота снежного покрова менее 50 см).

Все выделенные выше подобласти, провинции и подпровинции являются в основном климатогенными, но в то же время они отражают и явления флороценогенеза, т. е. историю растительного покрова на обширной территории, занимаемой в Евразии степной областью.

ЛИТЕРАТУРА

Берза А. Геоботаническое районирование Румынских Карпат и соседних областей. В кн.: Флора и фауна Карпат, М., 1960.

Быков Б. А. Вводный очерк флоры и растительности Казахстана. В кн.: Растительный покров Казахстана, I. Изд. «Наука» АН Казахск. ССР, 1966.

Быков Б. А. и Е. Ф. Степанова. Кустарниковые степи как тип растительности. Изв. Всесоюзн. географ. общ., 85, 1, 1953.

Григорьев А. А. и М. И. Будыко. Климатическое районирование (СССР). Физико-географический атлас Мира, стр. 203. М., 1964.

Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольской комиссии (АН СССР), в. 67. Изд. АН СССР, 1955.

Дохман Г. И. Некоторые особенности формирования флоры Мугоджар. Ботанический журнал, т. 34, № 5, 1949.

Исаченко Т. И. и Е. И. Рачковская. Основные зональные типы степей Северного Казахстана. Труды Ботанического института АН СССР, серия III, Геоботаника, в. 13, 1961.

Карамышева З. В. О кустарниковых степях на территории Центральноказахстанского мелкосопочника (в подзоне сухих и пустынных степей). Труды Института ботаники АН Казахской ССР, 11, 1961.

Карамышева З. В., Е. М. Лавренко и Е. И. Рачковская. Граница между степной и пустынной областями в Центральном Казахстане. Ботанический журнал, т. 54, № 4, 1969.

Карамышева З. В. и Е. И. Рачковская. О ботаникогеографическом районировании степной части Центральноказахстанского мелкосопочника. Ботанический журнал, т. 51, № 10, 1966.

Карамышева З. В. и Е. И. Рачковская. Изучение географии и структуры растительного покрова степей Казахстана в 1954—1966 гг. Ботанический журнал, т. 52, № 12, 1967.

Карамышева З. В. и Е. И. Рачковская. Геоботаническое районирование. В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Биокомплексные исследования в Казахстане, ч. 1, Л., 1969.

Лавренко Е. М. Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, II. Изд. АН СССР, 1940.

Лавренко Е. М. О провинциальном расчленении Евразиатской степной области. Ботанический журнал, т. 27, № 6, 1942.

Лавренко Е. М. Европейско-Сибирская лесостепная область. Евразиатская степная область. В кн.: Геоботаническое районирование СССР. Изд. АН СССР, 1947.

Лавренко Е. М. Степи Евразиатской степной области, их география, динамика и история. Вопросы ботаники, I. Изд. АН СССР, 1954.

Лавренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР, II. Изд. АН СССР, 1956.

Лавренко Е. М. Об очередных задачах изучения географии растительного покрова в связи с ботаникогеографическим районированием СССР. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Изд. «Наука», 1968.

Лавренко Е. М. и Н. И. Никольская. Ареалы некоторых центральноазиатских и северотуранских видов пустынных растений и вопрос о ботанико-географической границе между Средней и Центральной Азией. Ботанический журнал, т. 48, № 12, 1963.

Лавренко Е. М. и Н. И. Никольская. О распространении в Монгольском Алтае, Джунгарии и Восточном Тянь-Шане некоторых западных видов ковыля. Ботанический журнал, т. 50, № 10, 1965.

Определитель растений Башкирской АССР. Изд. «Наука», 1966.

Природное районирование Северного Казахстана. Изд. АН СССР, 1960.

Растения Центральной Азии. 1—4. Изд. «Наука», 1963—1968.

Сафронова И. Н. К географии и фитоценологии степных кустарников Центральноказахстанского мелкосопочника. Ботанический журнал, т. 52, № 6, 1967.

Станков С. С., В. И. Талиев. Определитель высших растений европейской части СССР. Изд. «Советская наука», 1957.

Степанова Е. Ф. Растительность и флора хребта Тарбагатай. Изд. АН Казахск. ССР, 1962.
Флора Казахстана. I—IX. Изд. АН Казах. ССР. 1956—1966.
Флора СССР. I—XXX. Изд. АН СССР, 1934—1964.
Флора средней полосы европейской части СССР, 9-е изд., 1964.
Флора Української РСР. I—XII. Изд. АН Укр. ССР, 1938—1965.
Флора Юго-Востока европейской части СССР. I—VI. 1927—1936.
Чен Ч.-ч. Предварительные исследования по вопросу о разведении леса в степях Сарту (кит.). Материалы к экологии и географии растений (кит.), 6, Пекин, 1956.
Чжу Тин-чэн. К вопросу об изучении растительных формаций в окрестностях Сарту Хэйлунцзянской провинции (кит., с русск. резюме). Acta Botanica Sinica, v. IV, 2, 1955.
Юнатов А. А. О зонально-поясном расчленении растительного покрова Монгольской Народной Республики. Известия Всесоюзного географического общества, т. 80, в. 4, 1948.
Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Труды Монгольской Комиссии (АН СССР), в. 39, 1950.
Юнатов А. А. Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Труды Монгольской комиссии (АН СССР), в. 56, 1954.
Borza A. Über die «mediterrane» Vegetation im Südosten Europas. Revue roumaine biologique, Sér. bot., t. 10, 1—2, 1965.
Danert S., S. Geier, P. Hanelt. Vegetationskündliche Studien in Nordostchina (Mandschurei) und der Inneren Mongolei. Beiträge zur Vegetationskunde, B. IV. Feddes Repertorium, Beiheft 139, Berlin, 1961.
Meusel H. (gemeinsam mit E. Jäger und E. Weinert). Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora, 1965.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 VII 1969).

SUMMARY

The article when compared with some earlier works of the same author comprises a more detailed characteristics of the provinces and subprovinces of the Black Sea-Kazakhstan Subregion of the Eurasian Steppe Region. A particular attention is paid to the floristic composition of steppe and petrophyte communities geographical floristic elements being distinguished. The synonyms are given pertaining to all the chorological units (provinces and subprovinces) distinguished. The division into the phytogeographical provinces proposed by the author is confronted with the division of same area into climatic provinces.

УДК 581.524.44 : 581.526.325 : 581.543

В. Д. Федоров

СООБЩЕСТВА ФИТОПЛАНКТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ИХ СТРУКТУРЫ

С 5 рисунками

V. D. FEDOROV. COMMUNITY OF PHYTOPLANKTONIC ORGANISMS AND THE SEASONAL VARIATIONS IN THEIR STRUCTURE

Место, определяемое размерами и особенностями питания того или иного организма в сообществе, Элтон (Elton, 1927) называет «нишей», а Гринелл (Grinell, 1928) «экологической нишей». Следовательно, совокупность требований вида к окружающим условиям среды характеризует его экологическую нишу, объем которой определяется областью доступности факторов, необходимых для его длительного существования на данном местообитании. Таким образом, ниша определяет «специальность» организма в сообществе, т. е. те функции, которые он выполняет в экосистеме.

Для выражения совокупности требований вида исключительно плодотворным оказалось использование представления о многомерном факторном пространстве, предложенного Хатчинсоном (Hutchinson, 1957) для концепции экологической ниши. В этом случае для каждого вида может быть изображена некоторая область существования в многомерном пространстве, содержащем столько измерений, сколько факторов влияет на его существование. Любая точка в этой области будет определяться набором координат в факторном пространстве, количественно характеризующих условия, удовлетворяющие требованиям данного вида. Совокупность этих точек дает область, в пределах которой вид может существовать неопределенно долгое время. Такая область, согласно Хатчинсону, и представляет фундаментальную экологическую нишу вида, или эконишу. Несмотря на аналитически-логический характер понятия эконишн, его использование открывает возможности анализа сложных экологических ситуаций. К числу последних относится вопрос о степени насыщения реального биотопа эконишами видов, слагающих сообщества, т. е. иными словами, об отображении в реальном пространстве биотопа характера взаимодействия экониш в многомерном факторном пространстве. Легко видеть, что эконищи различных видов могут иметь совпадающие области, так как виды имеют сходные потребности по целому ряду факторов. Если сумма потребностей населяющих биотоп видов в каком-либо факторе превышает его «запас» в данном биотопе, возникает «перекрытие» экониш по совпадающему фактору вследствие его дефицита в экосистеме. Таким образом, совпадение обеспечивает возможности «перекрытия», тогда как последнее фактически связано с изменяющейся плотностью популяций, населяющих общий биотоп. Перекрытие эконищ отражает конкурентные взаимоконтролирующие отношения в экосистеме у видов с совпадающими потребностями. Вопросы частичного или полного перекрытия эконищ отдельных видов сообщества в условиях постоянно меняющихся параметров внешней среды прямо касаются способа размещения

эконищ в реальном биотопе, степени его заполнения и характера связи эконищ друг с другом, определяемой взаимодействием населяющих биотоп популяций.

Мак Артур (Mac Arthur, 1957) исследовал три модели возможного распределения эконищ в реальном биотопе, используя информацию о составе и численности найденных видов. В соответствии с первой гипотезой окружающая среда сравнивается с палкой, разломанной на части, число которых равно числу видов, а длина каждой части пропорциональна численности соответствующего вида. Предполагается, что между нишами случайных размеров нет свободных промежутков, но они и не перекрыты по совпадающим параметрам. Эта модель соответствует наиболее эффективному использованию факторного пространства, так как сумарное число особей наполняет биотоп наиболее плотно при минимальной конкуренции между видами за источники питания. Эконищи не имеют совпадающих областей, что в принципе исключает возможность их перекрытия. Таким образом, ранжировку видов по обилию в соответствии с первой моделью определяют не трофические связи между ними, а пространственные отношения при эксплуатации общего биотопа. Последний можно сравнить с многоквартирным домом, используемым жильцами, каждый из которых предпочитает обед в собственной квартире питанию в общественной столовой.

По первой гипотезе ожидаемая длина r-го кратчайшего интервала (или ожидаемая численность редчайшего вида среди w видов и N особей) рассчитывается по формуле:

$$n_r = \frac{N}{w} \sum_{i=1}^{r} \frac{1}{w-i+1}, \qquad (1)$$

где $i=1, 2, 3 \ldots r$, т. е. числу видов от редчайшего до r-го, численность которого рассчитывается по модели (рис. 1, кривая *а*).

Вторая гипотеза Мак Артура предполагает, что ниши видов, населяющих биотоп, имеют совпадающие области и, следовательно, либо не перекрываются (1-й случай), либо перекрываются (2-й случай). В первом случае сумма требований двух и более видов, имеющих совпадающие области по одному или более факторам, не превышают ресурса последних и между сравниваемыми видами не будет конкуренции за эти факторы. Другими словами, эти виды ведут себя по отношению друг к другу так, как будто их ниши не имеют совпадающих областей. Тогда распределение эконищ будет соответствовать первой гипотезе. Изобилие питания при сравнительно малом числе w (при малом w вероятность конкурентных отношений меньше, чем при большом) и не слишком большом N способствует ослаблению (или даже прекращению) пищевой конкуренции между видами. Если же ниши видов перекрыты по совпадающим областям и, следовательно, между ними происходит конкуренция за источники питания, то часть видов, доминирующих и поэтому более обычных, контролирует другую часть, угнетенных и поэтому более редких. Тогда первые за счет вторых становятся более обильными, а вторые более редкими, чем это следует по первой гипотезе (рис. 1, кривая *б*). Этот случай относится к максимальному насыщению биотопа при наличии конкуренции между заселяющими его видами за пространство и дефицитные источники питания.

Мак Артур для второй гипотезы также использует сравнение окружающих условий с палкой, полагая, что обилие любого вида не зависит от другого и, следовательно, на предложенной им модели определяется расстоянием между парой точек, случайным образом разбросанных по палке. Ранжированные расстояния между точками наносят на график вышеописанным образом. По теореме Моуда (Mood, 1950) ожидаемое обилие r-го вида получают по формуле (2).

$$n_r = \frac{\sqrt{w-r} - \sqrt{w-r-1}}{\sqrt{w}}. \qquad (2)$$

Результатом рассчитанных по формуле 2 величин обилия являет предсказание более обычных видов, предсказание более редких видов наконец, видов промежуточного обилия, которое дает первая гипотез Поскольку редкие виды не появляются никогда в большем обилии, ч предсказывает вторая гипотеза, и поэтому на графике найденные величи обилия ранжированных видов (рис. 2, *Б*, зачерненные кружки) лежат ни соответствующих им рассчитанных значений обилия (рис. 2, *Б*, треугол ники), Мак Артур считает эту гипотезу малообоснованной; она может име некоторое значение лишь для видов со сверхобильными ресурсами в окр жающем биотопе (Mac Arthur, 1957). По нашему мнению, вторая гипоте не была четко сформулирована, вследствие чего предсказание ожидаемо

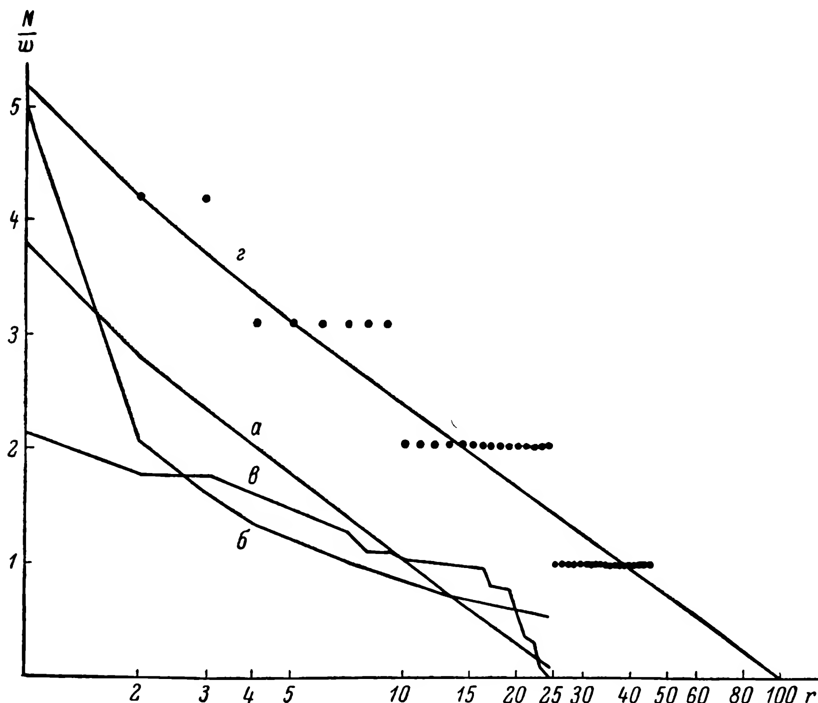


Рис. 1. Кривые распределения эконищ по Мак Артуру.

w — число видов; *N* — общее число особей всех видов в системе. *По оси ординат* — численность вида в нормированных единицах $\frac{N}{w}$; *по оси абсцисс* (градуированной для удобства логарифмически) — ранги обилия видов (*r*) от обычнейшего к наиболее редкому. Кривая *а* рассчитана для 25 видов по модели, соответствующей первой гипотезе; кривая *б* — по модели, соответствующей второй гипотезе; кривая *в* построена на основании случайного распределения (трехкратное «подбрасывание») 76 частиц в 25 урнах, соответствующих видам; кривая *г* соответствует «ступенчатому» распределению 100 видов сообщества.

обилия ранжированных видов на основании теоремы Моуда оказывает не вполне удачным. Нечеткость результатов связана с допущением «н зависимого» обилия видов при наличии совпадающих областей их экони Биологически более обоснованным является представление о взаимоде ствии (т. е. взаимозависимости на принципе обратной связи) более обычн и более редких видов и, следовательно, о взаимном контроле обилия вид в системе при конкуренции за дефицитные факторы питания. Втор гипотеза в интерпретации Мак Артура действительно противоречив формулировка ее автором законна, но биологический смысл неясе а решение сомнительно. Тот факт, что наблюдаемое обилие редких вид всегда ниже рассчитанного, а обилие обычных часто больше рассчитанног указывает на необходимость введения некоторых дополнительных доп щений или даже привлечения новой модели, предсказывающей обил в такой системе.

Третья гипотеза рассматривает случай, когда ниши дискретны, т. не имеют совпадающих областей и между ними есть свободные промежут

(нет конкуренции за пространство). Определяющий изобилие фактор (например, питательный компонент) накапливается различными видами как дискретные единицы. Вследствие этого виды можно сравнить с урнами, расположенными по кругу, в которые эти единицы попадают из центра круга в результате их подбрасывания вверх, т. е. случайным образом. Уровень накопленных единиц в урнах определяет обилие того или иного вида. Совершенно очевидно, что когда число бросков становится неограниченным, по закону больших чисел все виды становятся равнообильными, так как число урн ограничено, а попадание в каждую из них имеет равную вероятность. При ограниченном числе бросков, когда фактора, определяющего изобилие, мало, и плотность насыщения биотопа нишами исключает конкуренцию за пространство, распределение единиц между урнами в значительной степени случайно. Построенная по методу Монте-Карло для меньшего числа бросков кривая распределения, отражающая обилие ранжированных видов, в правой части обнаруживает более внезапное (крутое) падение, чем это предусмотрено первой гипотезой, в то время как левый конец ее может варьировать в наклоне (рис. 1, кривая *в*). При увеличении числа бросков кривая будет выпрямляться, стремясь к положению прямой, лежащей параллельно оси абсцисс.

Мак Артур полагает, что третья модель покоится на априорных биологических постулатах, по-видимому, в действительности, отсутствующих. С этим следует согласиться, если учесть, что он рассматривал приложимость различных моделей к экологическим системам, находящимся в равновесном или почти равновесном состоянии с окружающими условиями среды, т. е. в стадии климакса. Однако последняя модель может оказаться весьма реальной для описания обилия видов в сообществе, находящемся в самом начале сукцессии (наступление жизни на новые территории, бедные питанием, или очень неблагоприятные), когда ограничение фактора изобилия при отсутствии конкуренции за пространство может иметь место в действительности.

Сам Мак Артур нашел, что распределение птиц по их обилию хорошо соответствует первой гипотезе. Сходные результаты были получены для сообщества почвенных членистоногих Хейерстоном (Hairston, 1959) и Энгельманом (Engelmann, 1961), для моллюсков рода Conus — Коном (Kohn, 1959), для змей Центральной и Южной Америки — Тёрнером (Turner, 1961). Несмотря на известные разногласия в трактовке и даже смысловой интерпретации некоторых особенностей распределения, все вышеназванные исследователи склоняются в пользу первой модели, предусматривающей минимальную межвидовую конкуренцию за источники питания при максимальной насыщенности биотопа.

Сообщества, для которых справедлива первая гипотеза Мак Артура, соответствуют, по Б. Я. Виленкину (1964), первой категории экологических систем, к которым он относит «сообщества простой трофической структуры». И далее он указывает: «В системах первой категории обычно имеется один „уровень“, разнообразие источников пищи невелико. Сюда можно отнести флоры и фауны низких систематических категорий, а также сравнительно простые сообщества, как например бентос однородных участков дна» (Виленкин, 1964 : 290—291).

Совершенно очевидно из данного выше определения, что фитопланктонные сообщества должны быть отнесены к системе первой категории. Однако им никак нельзя приписать структуру, «основанную на минимуме межвидовых отношений, если не их полном отсутствии» (Виленкин, 1964 : 293). Скорее как раз наоборот, структура фитопланктонного сообщества целиком определяется конкурентными отношениями между видами, складывающимися на почве межвидовой борьбы за дефицитные питательные ресурсы. Потребности различных видов фитопланктона в некоторых элементах питания (например, в соединениях азота и фосфора) настолько близко совпадают по целому ряду важнейших параметров, что в грубом приближении мы вправе рассматривать отдельные особи различных видов фитопланктона как неразличимые единицы. Наоборот,

даже в очень простых сообществах организмов более высоких систематических категорий одного трофического уровня вследствие высокой спциализации питания, обнаруживаемой отдельными видами (потреблени определенного сорта пищи, также относящейся к одному трофическом уровню), пищевые связи, и, следовательно, межвидовые отношения, весьм ослаблены. В этом случае члены сообщества, принадлежащие к одном уровню, ведут себя как вполне различимые единицы, вследствие выраже ной пищевой автономии каждого вида.

Системы этой категории, относящиеся к совокупностям особей разны видов одного трофического уровня, мы будет именовать однотипным сообществами (по типу питания). В этой категории систем следует ра личать: 1) сообщества, в которых отдельные виды могут рассматриватьс как различимые единицы на основе определенного сорта потребляемо пищи (например, пищевой ассортимент у птиц — дятлы, синицы и т. д. в сообществах этого рода межвидовая конкуренция ослаблена и обили отдельных сочленов удовлетворительно описывается первой моделы Мак Артура; 2) сообщества, в которых виды могут рассматриваться ка неразличимые единицы по отношению к дефицитным факторам питани обеспечивающим изобилие отдельных видов; в сообществах такого род (как, например, организмы фитопланктона) обострена межвидовая конку ренция за дефицитный фактор, и в условиях взаимного контроля числе ности обилие отдельных сочленов соответствует второй гипотезе Ма Артура, хотя и не вполне удачно описывается предложенной им модельк выше указывалось, что при некоторых условиях (наличие факторов пи тания в несколько большей концентрации, чем это необходимо органи мам сообщества) конкуренции не наблюдается, и обилие видов хорош описывается первой моделью Мак Артура; это раскрывает представлени об условии проявления конкуренции, сформулированное Кромби (Crom bie, 1945), который справедливо считал, что зависящий от плотност популяции ограничивающий фактор (связанный с вероятностью «пер крытия») должен быть общим для конкурирующих видов. Кромби прише к заключению, что элиминации одного вида другим не произойдет, есл численность обеих популяций поддерживается на низком уровне, всле ствие каких-либо факторов смертности; иными словами, элиминация о сутствует, так как при низкой численности популяций ниши видов не пер крываются по совпадающему фактору.

В связи с вышесказанным, несомненный интерес представляет изуч ние однотипного сообщества организмов, имеющих совпадающие област в условиях изменяющейся обеспеченности незаменимыми компоне тами питания. В этом плане особенно удобным объектом является фит планктон, который может быть рассмотрен как подходящая модель соо щества этого типа. Вариабельность условий минерального питания фит планктона имеет место в водоемах с отчетливо выраженной сезонносты Наши исследования были проведены на материале, собранном экспедицие Московского университета в течение вегетационного сезона 1968 (с 11 IV по 11 X) у Карельского побережья Белого моря. За указанны период было взято и обработано 54 пробы фитопланктона. Помимо соста видов и учета численности каждого из них, определяли суммарную биомасс и физиологическую активность фитопланктона в дни отбора проб. Би массу рассчитывали суммированием объемов популяций, составляющи сообщество. Для определения объема популяций предварительно опр деляли средние величины объемов клеток каждого вида. Для этого форм клеток определенного вида приравнивали к различным геометрически фигурам или их комбинациям, и многократно измеряли те параметрı на основании которых затем рассчитывали объемные характеристик выбранных фигур.

О физиологической активности судили по скорости включения угл кислоты при 10-часовой экспозиции продукционных склянок с фитоплан тоном и $NaH^{14}CO_3$. Активность выражали в микрограммах ассимилир ванного углерода за час на 1 мкг биомассы (П/Б коэффициент). Чтоб

установить, какой из гипотез удовлетворяет распределение эконищ в пространстве биотопа, численность отдельных видов каждой пробы фитопланктона наносили по оси ординат в масштабе нормированных единиц $\left(\frac{N}{w}\right)$, а по оси абсцисс откладывали в логарифмическом масштабе ранги обилия видов — от наиболее обычного (первый ранг) к наиболее редкому (последний ранг). Далее на этот же график наносили ожидаемые численности ($\hat{n}_i$) каждого вида, рассчитанные по формулам (1) и (2) для соответствующего числа и обилия каждого вида. Сравнивая характер приближения точек, получаемых при обработке пробы, к рассчитанным по каждой из моделей, определяли, какая из них более справедлива для анализируемого сообщества. Для промежуточного размещения точек выделяли градацию, именуемую «смешанным» случаем. На рис. 2 приведены в качестве примера 3 из 54 полученных графиков для иллюстрации первой, второй и «смешанной» гипотез.

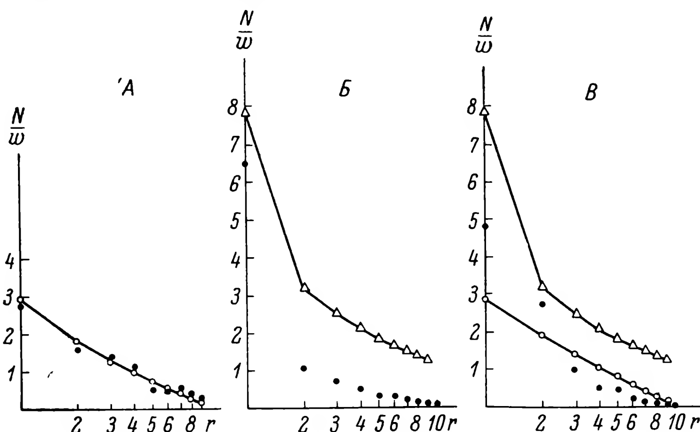


Рис. 2. Примеры относительного обилия фитопланктонных организмов, соответствующие первой (*А*) и второй (*Б*) моделям, а также «смешанному» случаю (*В*).

Обозначения те же, что на рис. 1. В качестве примера соответствия первой модели взята проба № 14, второй модели — проба № 43, «смешанному» случаю — проба № 35.

Третья гипотеза, отвечающая дискретному размещению эконищ, не рассматривалась вследствие отсутствия безусловных предпосылок для ее применимости при анализе уже сложившегося сообщества. Однако, отступая от канонической формы третьей гипотезы, можно увязать ее со «ступенчатым» вариантом первой модели, когда получающаяся кривая является «слишком» ступенчатой вследствие равной численности некоторых видов (рис. 1, кривая *г*). Мак Артур считал «ступенчатость» признаком гетерогенности сообщества на том основании, что разбивка биотопа на ряд более мелких подразделений уничтожает ее. Отклонения от идеальной кривой могут, по Мак Артуру, рассматриваться как мера гетерогенности. Таким образом, «ступенчатость» характерна для сообществ, которые слагаются из нескольких меньших, каждое из которых подчиняется первоначальной гипотезе (Mac Arthur, 1957).

По нашему мнению, «ступенчатость» свидетельствует о гетерогенности сообщества в несколько ином смысле, чем полагает Мак Артур. «Ступенчатость» отражает трофическую гетерогенность видов, составляющих вполне гомогенное сообщество, а также обилие пищи в условиях данного биотопа. Действительно, «ступенчатость» указывает на существование внутри сообщества ряда трофических групп, объединяющих виды со сходными потребностями в определенном сорте пищи. Если «плотность» эконищ внутри каждой группы мала (виды более или менее равномерно распределены на местообитании) — их положение в пространстве реального биотопа можно рассматривать как дискретное. Тогда в условиях изобилия пищи численность особей каждого вида внутри каждой трофиче-

ской группы должна быть примерно одинакова; это указывает на справе ливость третьей модели для ряда видов, которые можно рассматриват как неразличимые единицы сообщества, сложенного из нескольких таки групп. Последние же по отношению друг к другу можно рассматриват как трофически различимые единицы, для распределения которых спр ведлива первая гипотеза. В условиях изобилия пищи для всех членов одн типного сообщества, которое гетерогенно только в отношении пищевог ассортимента, «ступенчатость» (внутри каждой трофической групп должна проявиться при сохранении общей картины распределения (о дельных трофических групп), соответствующей первой модели.

Для фитопланктонного сообщества в условиях пищевого изобилия очень малой плотности организмов появление «ступенек» в принци возможно, указывая, однако, не столько на физиологическую близост слагающих «ступеньку» видов, сколько на отсутствие конкурентны отношений между ними. В условиях малой плотности и ограниченног питания обилие будет ближе соответствовать идеальному случаю перво модели.

При обработке собранных проб в отдельных случаях было возможн привлечение третьей гипотезы для описания наблюдаемого обилия видов Однако малое разнообразие видов в пробах ($w \leqslant 8$) и небольшое числ таких проб (№№ 12, 15, 49, 50) заставили нас отказаться от такой попытк и принять для этих случаев более грубое приближение в виде перво модели.

Результаты анализа проб, собранных в течение всего сезона, предста лены на рис. 3.

Рассмотрение рис. 3 убеждает, что наиболее частым случаем взаим отношения экониш фитопланктонного сообщества является перекрыти их участков по совпадающим параметрам, что соответствует максимум конкуренции слагающих сообщество организмов за определенные пище вые ресурсы биотопа (вторая гипотеза справедлива для 33 проб из 54) Отсутствие перекрытия по совпадающим параметрам вследствие сравни тельно низкой плотности популяций сообщества определяет для 14 про обилие, которое подчиняется первой модели, и лишь в 7 пробах наблю дается смешанный случай, типичный для периода начального «обострения пищевых отношений между слагающими сообщество видами. Заметн связь моделей с видовым разнообразием сообщества: среднее число видо для сообществ с минимальными межвидовыми пищевыми отношениям (первая гипотеза) в грубом приближении равно 8, тогда как для сообществ подчиняющихся второй гипотезе, их число повышается до 12. Для сме шанного случая среднее число видов — 11. Еще более отчетлива связ гипотез с некоторой средней численностью вида, выраженной показателе нормированной единицы $\left(\frac{N}{w}\right)$. Последняя для сообществ, описанных мо делью первого типа, равна 2500 кл/л, для смешанного случая средне значение $\frac{N}{w}=4000$ кл/л, и, наконец, для сообществ, описанных второй моделью, эта величина возрастает до 14 500. Любопытно, что смешанный случай действительно обнаруживает промежуточный, переходный харак тер структурных параметров: по числу видов он более близок ко второй гипотезе, тогда как по средней видовой численности — к первой. «Пове дение» структурных показателей логически оправдано и не противоречит смыслу сопоставленных гипотез.

Наибольший интерес представляет характер связи, обнаруживаемой между пищевыми отношениями видов в сообществе и показателем его физиологической активности. Последняя максимальна при минимуме пищевой конкуренции. Размещение во времени пиков удельной продуктивности по биомассе позволяет связать смену моделей с сезонными изменениями планктона через сопоставление параметров, представленных на рис. 2, с кривыми изменения биомассы (рис. 4) и численности фитопланктона в течение всего сезона (рис. 5). Наиболее значительным нам

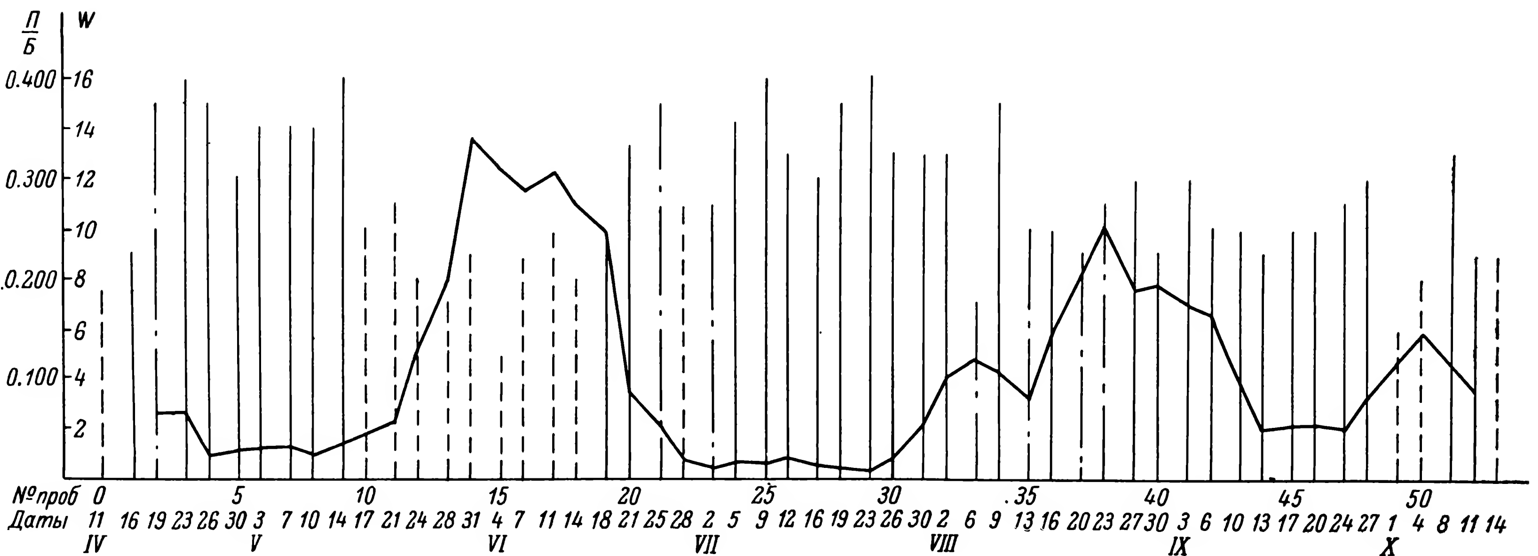


Рис. 3. Сезонные изменения некоторых структурных и функциональных характеристик фитопланктонного сообщества (видового разнообразия, соответствия моделям Мак Артура, а также П/Б коэффициента).

По оси ординат отложены отрезки, длины которых пропорциональны числу видов (w), а способ штриховки указывает на принятие одной из гипотез: *короткая штриховка* соответствует первой модели, *длинная штриховка* — «смешанному» случаю, *сплошная линия* — второй модели. *Ордината* градуирована также для значений П/Б коэффициента (в мкг ассимилированного углерода за час на 1 мкг биомассы).

представляется факт, что вторая модель для фитопланктона может быть связана с динамически равновесным состоянием экосистем, свойственным климаксу, тогда как сукцессия, пусть даже кратковременная, вызванная проявлением сезонных особенностей водоема, определенно связана с отклонением от второй гипотезы. В принципе представляется даже не столь важным, насколько часто оказывается справедливой в одной из сериальных стадий первая гипотеза. Гораздо важнее для эколога тот факт, что развитие сукцессии обусловливает возникновение и обострение конкурентных пищевых отношений между видами однотипного сообщества, которые могут рассматриваться как неразличимые единицы. Гораздо существеннее и то, что в период сукцессии происходит падение удельной активности сообщества, или его относительной продуктивности, достигающей минимума в период завершающей формации. Таким образом, вторая гипотеза справедлива при конкуренции за дефицитные элементы питания, при снижении продуктивности единицы живой биомассы, наконец, при взаиморегулировании численности видов в условиях максимального насыщения биотопа организмами сообщества.

Изменение структурных и функциональных показателей фитопланктонного сообщества в течение всего вегетационного периода может быть лучше понято на конкретном примере анализа биологических сезонов (Богоров, 1938) определенного водоема. По нашим данным для 1968 г., биологические сезоны Белого моря обнаруживают следующую динамику своих характеристик.

Биологическая весна. Начало биологической весны приурочено к первым числам апреля. Весенняя вспышка биомассы фитопланктона, начавшись подо льдом, достигает максимума к концу первой декады мая (рис. 4). Весенний подледный климакс тянется около двух недель (№№ проб 4—8), характеризуется устойчивым П/Б коэффициентом и распределением видов по второй модели (рис. 3). В период наиболее интенсивного нарастания биомассы (весенняя сукцессия, пробы 0, 1, 2) наблюдается отклонение от второй модели. Вскрытие моря ото льда охватывает вторую и третью декады мая, последняя характеризуется весенней вспышкой зоопланктона. Это приводит к падению численности (рис. 5) и биомассы (рис. 4) фитопланктона (минимум — проба № 14, 31 мая). Любопытно, что уже небольшое снижение биомассы фитопланктона (начиная с пробы № 10), приводит к снижению пищевой конкуренции до такой степени, что распределение сочленов фитопланктонного сообщества удовлетворяет первой гипотезе. В конце мая удельная продуктивность достигает максимума за сезон и поддерживается на высоком уровне вплоть до середины июня. Незначительное ее снижение связано с повышением в этот период (при минимуме конкуренции) относительной доли крупных форм, что хорошо видно из сопоставления за этот период динамики численности (рис. 5) и биомассы (рис. 4) фитопланктонных организмов. В первой половине июня резко падает численность зоопланктона в поверхностных горизонтах (Перцова, 1962; Перцова, Сахарова, 1967) главным образом за счет перехода личиночных форм на другой тип питания и массового перемещения зоопланктона в более глубокие слои (30—50 м), что совпадает, по-видимому, с окончанием биологической весны в водоеме. Температура воды в течение всей весны колеблется вокруг нуля. Интересно, что в самом конце этого предлетнего периода устанавливается даже кратковременное доминирование крупных форм (№№ проб 17, 18, 19), которое, впрочем, не выражено достаточно четко.

Биологическое лето. Начинается биологическое лето в 20-х числах июня интенсивной сукцессией фитопланктона, которая приурочена к «температурному скачку» в поверхностном горизонте (пробы №№ 20, 21, 22): температура к окончанию сукцессии поднимается до 11—12°. Летняя сукцессия сопровождается ослаблением конкурентных отношений (очевидно, за счет преемственности в развитии, обусловленной тем, что результат изменений биотопа вследствие развития популяции одного организма может оказаться благоприятным для вспышки последующего)

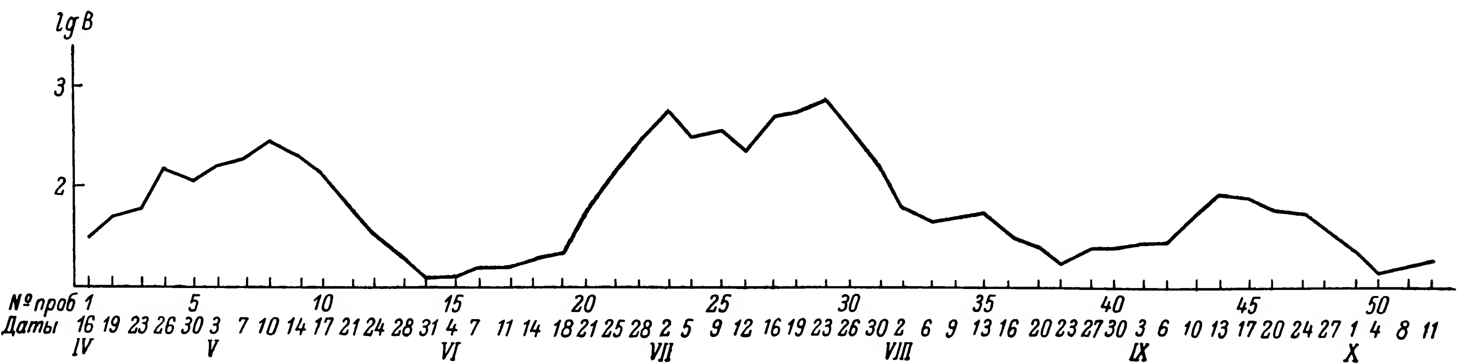


Рис. 4. Сезонные изменения суммарной биомассы фитопланктонного сообщества.

B — суммарная биомасса в микрограммах сырого веса всех особей сообщества, содержащихся в 1 л пробы морской воды.

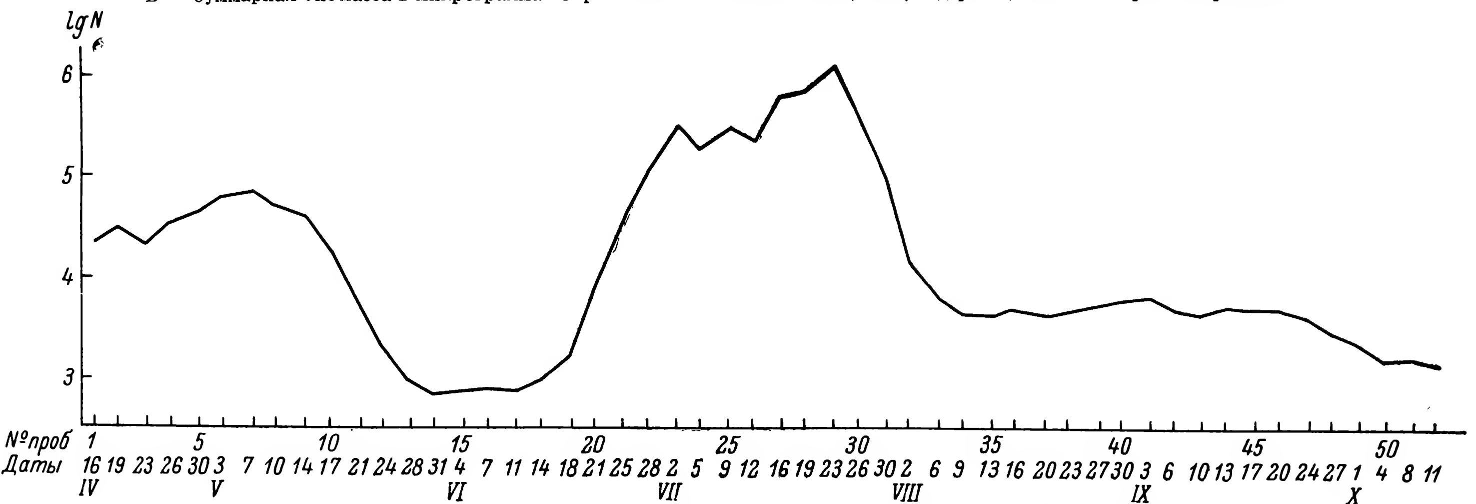


Рис. 5. Сезонные изменения суммарной численности особей всех видов сообщества.

N — число клеток в 1 л пробы морской воды.

и падением удельной активности сообщества (рис. 3—5). С первых чисел июля вплоть до его окончания (№№ проб 24—30) устанавливается летний климакс с устойчивым П/Б коэффициентом, постоянной биомассой и трофической конкуренцией за дефицитные элементы. Взаиморегулирование численности приводит в период климакса к вытеснению мелкими формами более крупных, что хорошо иллюстрирует сравнение рис. 4 и 5. Наступающее затем снижение численности вследствие летней сукцессии зоопланктона, который идет «в угон» за фитопланктоном,[1] приводит к «разбалансировке» системы (№№ проб 31—38). В период «разбалансировки», охватывающей первые две декады августа, первая гипотеза не оправдывается вполне строго, но тем не менее факт ослабления пищевой конкуренции находит подтверждение в новом подъеме удельной продуктивности сообщества.

Биологическая осень. Начало осени совпадает с падением температуры в водоеме, которое приурочено к последней декаде августа. Осенняя вспышка происходит более вяло, охватывая конец августа—середину сентября; она отчетливо регистрируется только по изменению биомассы в пробах этого периода (№№ 39—44), т. е. целиком обусловлена крупными формами (рис. 4). Падение П/Б коэффициента, как и в предшествующих случаях, происходит на фоне второй модели при несколько сниженном видовом разнообразии (т. е. за счет холодостойких видов). Период осенней сукцессии характеризуется попыткой вернуть систему в новое устойчивое состояние, что приводит экосистему к кратковременному осеннему климаксу (пробы №№ 44—47), который длится вплоть до третьей декады сентября и характеризуется небольшим плато П/Б коэффициента (рис. 3). Дальнейшее падение температуры выступает как фактор, лимитирующий развитие видов и приводящий к снижению плотностей фитопланктонного сообщества. Таким образом, если весеннее и летнее падение биомассы фитопланктона вызывается биотическим фактором, то осеннее падение обусловлено абиотическим фактором среды (температурой и, возможно, снижением суммарной солнечной радиации в подповерхностном горизонте водоема). Независимо от природы действующего фактора осеннее снижение плотности фитопланктонных организмов изменяет их отношения друг с другом; в этот последний период вновь оказывается справедливой модель, соответствующая первой гипотезе Мак Артура, и вновь возрастает коэффициент П/Б.

Выводы

1. Относительное обилие видов фитопланктонного сообщества в сбалансированной системе (период климакса) хорошо соответствует второй гипотезе Мак Артура, основанной на допущении перекрытия экониш отдельных видов по совпадающим параметрам. В результате обострения конкуренции за дефицитные пищевые ресурсы снижается относительная продуктивность живой компоненты экосистемы.

2. Первая модель Мак Артура удовлетворительно описывает обилие фитопланктеров только в условиях относительно низкой плотности популяций, обеспечивающей максимум пищевой независимости видов, слагающих сообщество. Ослабление конкуренции за пищу, характерное для сериальных стадий фитопланктонного сообщества (период сезонных сукцессий), обеспечивает его высокую относительную продуктивность.

3. Сезонные изменения структурных показателей фитопланктонного сообщества подчиняются второй модели в период климакса и отклоняются от последней в период интенсивного нарастания биомассы (весенняя, летняя и осенняя сукцессии).

ЛИТЕРАТУРА

Богоров В. Г. (1938). Биологические сезоны полярного моря. ДАН СССР, 19, 8:639—642. — Виленкин Б. Я. (1964). Некоторые новые аспекты изучения сообществ водных организмов. В сб.: Биологические основы рыбного хозяйства во вну-

[1] Сравните, по Г. Ф. Гаузе (1934), взаимоотношения хищника и жертвы в системе.

тренних водоемах Прибалтики : 290—297. — Гаузе Г. Ф. (1934). О процесса уничтожения одного вида другим в популяции инфузорий. Зоолог. журн., 13, 1 : 18—26. — Перцова Н. М. (1962). Состав и динамика биомассы зоопланктона пролива Великая Салма Белого моря. В сб.: Биология Белого моря, I : 35—50. — Перцова Н. М. и М. И. Сахарова. (1967). Зоопланктон пролива Великая Салма (Белое море) в связи с особенностями гидробиологического режима в 1966 году. Океанология, 7, 6 : 1068—1075. — Crombie A. C. (1945). On competition between different species of graminivorous insects. Proc. Roy. Soc. (B), 132 : 362—395. — Elton C. S. (1927). Animal ecology. — Engelmann M. D. (1961). The role of soil arthropods in the energetics of an old field community. Ecol. monogr., 31 : 221—238. — Grinell J. (1928). Presence and absence of animals. University California Chronicle : 1—429. — Hairston N. G. (1959). Species abundance and community organization. Ecology, 40 : 404—416. — Hutchinson G. E. (1957) Concluding remarks. Cold. Spring. Harbor Symp. Quant. Biol., 22 : 415—427. — Kohn A. J. (1959). The ecology of Conus in Hawaii. Ecol. monogr., 29 : 47—90. — Mac Arthur R. H. (1957). On the relative abundance of bird species. Proc. Nat. Acad. Sci., Wash., 43, 3 : 293—295. — Mood A. M. (1950). Introduction to the theory of statistics. — Turner F. B. (1961). The relative abundance of snake species. Ecology, 42 : 600—603.

Московский государственный университет. (Получено 27 V 1969).

SUMMARY

Under the conditions of a slight density of populations forming a phytoplankton community the relative abundance of species observed is in a good agreement with the theoretical value estimated according to the first Mac Arthur's model. In summer, at the time of the seasonal increase in the density of populations, when the system is in a state approaching to equilibrium the relative abundance of species is in agreement with the corresponding theoretical values obtained by means of the second Mac Arthur's model. The changes in the relative abundance of species in phytoplankton communities were traced throught the period of vegetation 1968 concurrently with the changes in the productivity characteristics of the communities. These observations were carried out near the Karelian coast of White Sea.

УДК 581.3 : 582.766.5

Т. Н. Наумова

РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ И АПОМИКТИЧЕСКИХ ЗАРОДЫШЕЙ У БЕРЕСКЛЕТА ЕВРОПЕЙСКОГО (*EUONYMUS EUROPAEA* L.)

С 2 рисунками и 4 таблицами рисунков

T. N. NAUMOVA. THE DEVELOPMENT OF SEXUAL AND APOMICTIC EMBRYOS IN *EUONYMUS EUROPAEA* L. (*CELASTRACEAE*)

Семейство *Celastraceae*, к которому относится изучаемый нами бересклет европейский (*Euonymus europaea* L.), эмбриологически изучено очень слабо. Из 55 родов и 800 видов отрывочные данные имеются лишь по некоторым родам: *Celastrus*, *Euonymus*, *Tripterygium*, *Mautenus*. Наибольшее число исследований посвящено видам, у которых встречается полиэмбриония. Имеются указания на возможность образования у некоторых представителей этого семейства дополнительных зародышей из клеток внутреннего интегумента. Наличие интегументальной полиэмбрионии отмечается лишь для немногих семейств покрытосеменных. Наиболее полные сводки по этому вопросу даны в работах Густавсона и Джогансена (Gustafsson, 1946; Johansen, 1950). Значительно слабее изучены моноэмбриональные виды.

Род *Euonymus* включает в себе как поли-, так и моноэмбриональные виды. К моноэмбриональным были отнесены *Euonymus europaea* L., *E. fimbriatus* Wall., *E. verrucosus* Scop. (Braun, 1860); *E. atropurpureus* Jacq., *E. obovatus* Nutt., *E. occidentalis* Nutt. ex Torr. (Brizicky, 1964), *E. japonica* L. (Copeland, 1966). Моноэмбриональность была установлена лишь на основании изучения зрелых семян. Эмбриологические исследования проведены на двух видах — *E. japonica*, *E. europaea*, и то далеко не полно, остальные моноэмбриональные виды не изучались вообще.

Относительно *Euonymus japonica* известно, что этот вид исключительно апомиктичен, яйцевой аппарат у него гибнет, а зародыш развивается из какой-либо клетки микропилярной области внутреннего интегумента. Это имеет место лишь в небольшом количестве семяпочек, более половины их абортируется на разных стадиях развития (Copeland, 1966). Автор ограничился лишь констатацией факта образования зародышей из клеток внутреннего интегумента и совсем не исследовал их эмбриогенез. Было отмечено, что у этого вида все пыльцевые зерна стерильны.

Для *Euonymus europaea* L. имеются данные главным образом по биологии цветения, макро- и микроспорогенезу, исследовалось также количество зародышей в зрелых семенах.

Биология цветения бересклета европейского изучена довольно полно. Еще Дарвин (1948) отмечал у этого вида наличие двух типов цветков: одни с длинными тычинками и короткими пестиками — физиологически мужские, другие с короткими тычинками и длинными пестиками — физиологически женские. Мужские и женские цветки могут находиться на одной особи или на разных (Епифанова, 1941). Плоды образуются лишь в женских цветках, мужские опадают вскоре после окончания пыления тычинок. Опадает также значительное количество и женских цветков. Наиболее полные сведения по биологии цветения бересклетов европей-

ского и бородавчатого даны В. Г. Сапанкевичем (1949, 1951, 1953). Автор отмечает, что бересклет европейский является перекрестноопыляемым энтомофильным и частично анемофильным растением. Процессы макроспорогенеза и развития женского гаметофита описаны Андерсоном (Andersson, 1931). Сведения о количестве зародышей в семени бересклета европейского противоречивы. Одни авторы (Jager, 1814; Bally, 1916) сообщают о случаях наличия в семени двух зародышей, причем Бэлли отмечает, что дополнительные зародыши развиваются из клеток нуцеллуса. Андерсон указал на ошибку Бэлли. Он полагает, что если у данного вида и могут развиваться дополнительные зародыши, то скорее из клеток внутреннего интегумента, так как нуцеллус разрушается рано. Браун (Braun, 1860) так же, как и Андерсон, считал этот вид моноэмбриональным. Сведения об его эмбриогенезе скудны. Андерсон (1931), проследив несколько начальных делений зародыша, предположил, что он развивается по Caryophyllad-типу. Подобное мнение высказал также Джогансен (1950).

Настоящая работа предпринята с целью более детального изучения основных черт эмбриологии бересклета европейского.

Материал и методика

Материал для исследования собирался в течение весенне-летнего периода 1968 г. на территории парка Лесотехнической академии им. С. М. Кирова в Ленинграде. Материал фиксировался в смесях Карнуа и Навашина. Толщина микротомных срезов 10—15 мк. Окраска производилась железным гематоксилином Гейденгайна с подкраской гематоксилином Делафильда или конго-рот, а также генциан-виолетом с подкраской оранжем «G» в гвоздичном масле. Рисунки изготовлялись с помощью рисовальных аппаратов РА-5 и РА-4.

Макроспорогенез и развитие женского гаметофита

Бересклет европейский имеет четырехгнездную завязь. В каждом гнезде обычно закладывается по две семяпочки. Зрелые завязи содержат чаще всего от одной до четырех семяпочек, остальные дегенерируют.

В начале развития, когда ясно видна археспориальная клетка, семяпочка слегка изогнута. Затем степень ее изогнутости увеличивается и ко времени образования зрелого зародышевого мешка она становится анатропной.

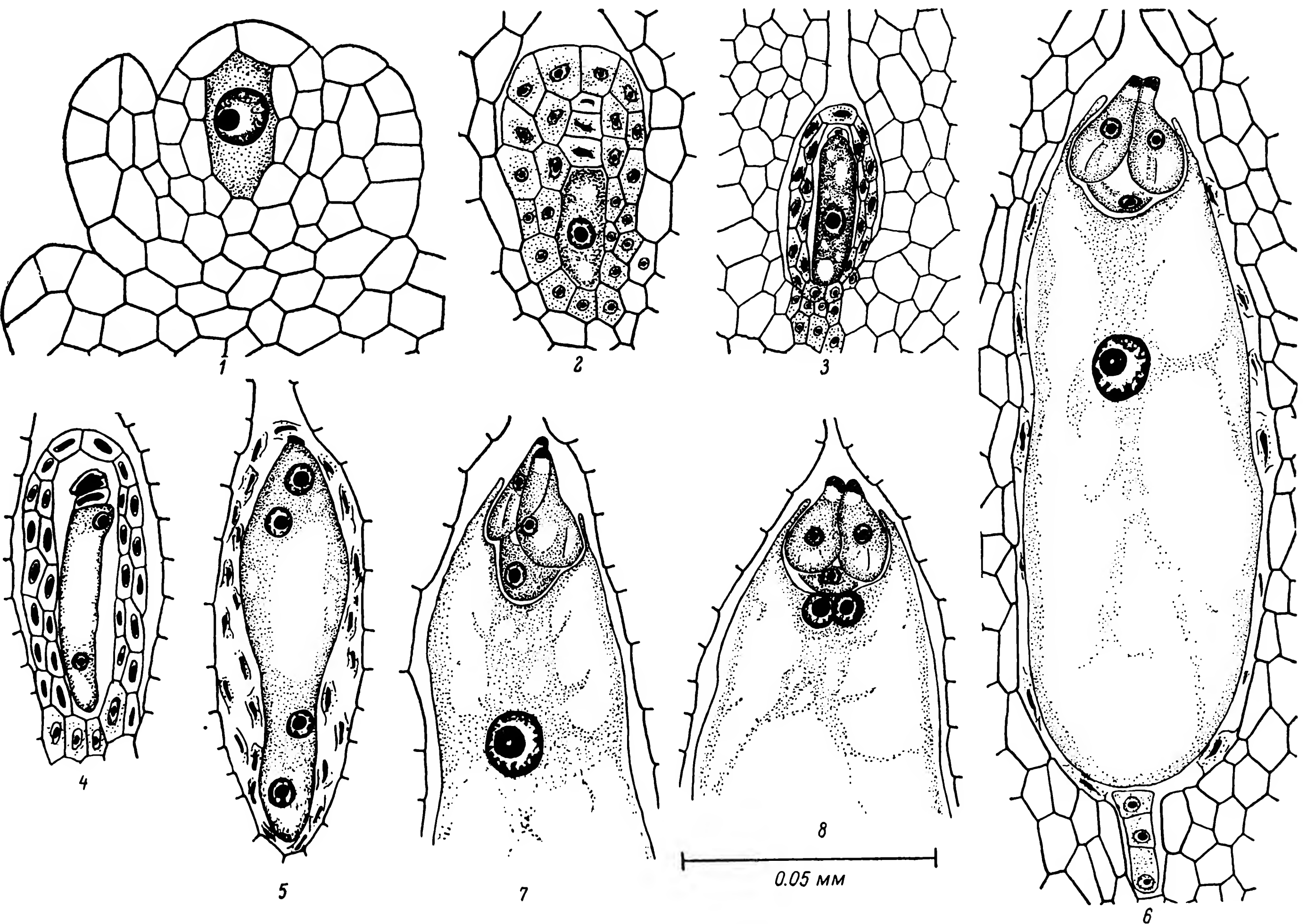
Наблюдения за развитием семяпочки были начаты приблизительно за три недели до начала цветения. К этому времени семяпочка находилась на ранней стадии дифференциации. В ткани нуцеллуса, непосредственно под его эпидермисом, происходит закладка одноклеточного археспория. На этой стадии начинается образование валиков наружного и внутреннего интегументов (табл. I, *1*). Археспориальная клетка выделяется своими крупными размерами среди других клеток нуцеллуса. Длительное время она находится в неделящемся состоянии, а затем в результате двух последовательных делений образует линейную тетраду макроспор, из них три верхние вскоре отмирают, а нижняя увеличивается в размерах и дает начало зародышевому мешку (табл. I, *2*, *3*). Стадии развития зародышевого мешка от одноядерного до восьмиядерного протекают быстро, всего за несколько дней (табл. I, *3*—*6*). Развитие зародышевого мешка происходит по Polygonum-типу и сопровождается дезинтеграцией клеток нуцеллуса (Навашин, Герасимова-Навашина, Яковлев, 1952). Вследствие этого зрелый зародышевый мешок граничит непосредственно с внутренним интегументом. К началу цветения зародышевый мешок полностью сформирован (табл. I, *6*).

Яйцевой аппарат зрелого зародышевого мешка представлен яйцеклеткой и двумя синергидами. Синергиды имеют грушевидную форму, несколько заострены в верхней части, которая окрашивается обычно более интенсивно. Подобную картину у этого вида отмечал еще Страсбургер

Таблица I

Макроспорогенез и развитие женского гаметофита.

1 — семяпочка на стадии обособившейся археспориальной клетки; заложение валиков наружного и внутреннего интегументов; *2* — линейная тетрада макроспор, три верхние дегенерируют, а нижняя продолжает развиваться; *3* — одноядерный зародышевый мешок, клетки нуцеллуса разрушаются; *4* — двуядерный зародышевый мешок; *5* — четырехъядерный зародышевый мешок; *6* — зрелый зародышевый мешок; *7* — яйцевой аппарат зрелого зародышевого мешка с синергидами разной формы; *8* — зародышевый мешок с неслившимися полярными ядрами.



(Strasburger, 1878). Он назвал эту часть «целлюлезными колпачками». Отмечены случаи, когда синергиды одного и того же яйцевого аппарата имели разные размеры. Меньшая из них иногда была необычной формы, расширенная в базальной части и более узкая в апикальной (табл. I, *7*). Вакуоль обычно находится в нижней части синергиды, над ней располагается ядро. Яйцеклетка своей нижней частью выступает из-под синергид и имеет более густую плазму. Ядро яйцеклетки по размерам не отличается от ядер синергид, лишь редко бывает меньше или больше. Вакуоль яйцеклетки крупная, вся ее цитоплазма сосредоточена в серповидном апикальном конце.

Каких-либо четких морфологических различий между яйцеклетками разных зародышевых мешков установить не удалось.

Полярные ядра очень крупные и располагаются в центре зародышевого мешка, перед слиянием они смещаются к микропилярной области и почти вплотную примыкают к клеткам яйцевого аппарата (табл. I, *8*). Центральное ядро вскоре вновь перемещается к середине зародышевого мешка, где и происходит его первое деление. Слияния спермия с центральным ядром нам наблюдать не приходилось. Антиподы обычно располагаются линейно, они эфемерны и отмирают вскоре после опыления. Из полученных данных следует, что в ходе макроспорогенеза и развития женского гаметофита отклонений от Polygonum-типа не наблюдается.

Специальных исследований микроспорогенеза и развития пыльцевых зерен мы не проводили. Была определена лишь фертильность пыльцевых зерен только что лопнувшего пыльника мужского цветка путем окрашивания их ацетокармином. Приблизительно 80% пыльцевых зерен оказались фертильными.

Отмечено, что неопыленные цветки опадают. В случае опыления некоторые пыльцевые трубки проникают по микропиле в район зародышевого мешка. При этом можно было бы ожидать, что происходит нормальный процесс двойного оплодотворения. Однако часто содержимое пыльцевых трубок изливается вблизи зародышевого мешка, а не в одну из синергид, как обычно. В этом случае ни одна из синергид не повреждается, но вскоре начинается дегенерация всего яйцевого аппарата. С момента появления первых признаков его дегенерации происходит обособление своеобразных клеток в микропилярной области внутреннего интегумента. Одна из этих клеток впоследствии становится инициальной клеткой зародыша, развивающегося апомиктически. Клетки эти более густоплазменные (табл. III, *1*), размеры их ядер и самих клеток несколько больше, чем окружающих клеток данной ткани. Обособившиеся клетки длительное время не делятся. После их первого деления мы не можем еще точно сказать, являются ли они инициальными клетками будущих зародышей или же представляют собой обычные делящиеся меристематические клетки интегумента. Начало развития интегументального зародыша можно установить лишь тогда, когда клетки начинают вытягиваться в сторону зародышевого мешка.

В исследованном материале зародыши полового происхождения встречались редко, подавляющее большинство зародышей имели интегументальную природу. Для развития полового зародыша необходимо оплодотворение. Однако наблюдать процесс слияния спермия с ядром яйцеклетки нам не приходилось. Только на основании косвенных признаков можно судить о нем. Так, в отдельных случаях мы наблюдали содержимое пыльцевой трубки, излившееся в одну из синергид, а в ядре зиготы были видны два ядрышка, в то время как неоплодотворенная яйцеклетка обычно имела ядро с одним ядрышком (табл. II, *1*). Зигота длительное время (около 10 суток) находится в состоянии покоя, а затем приступает к делениям.

Развитие эндосперма начинается вскоре после опыления. Ко времени появления половых и интегументальных зародышей эндосперм уже многоядерный. Зародышевый мешок в это время быстро растет и беден цитоплазмой. Ядра эндосперма располагаются в тонком слое цитоплазмы лишь по периферии зародышевого мешка, а его центральная часть занята круп-

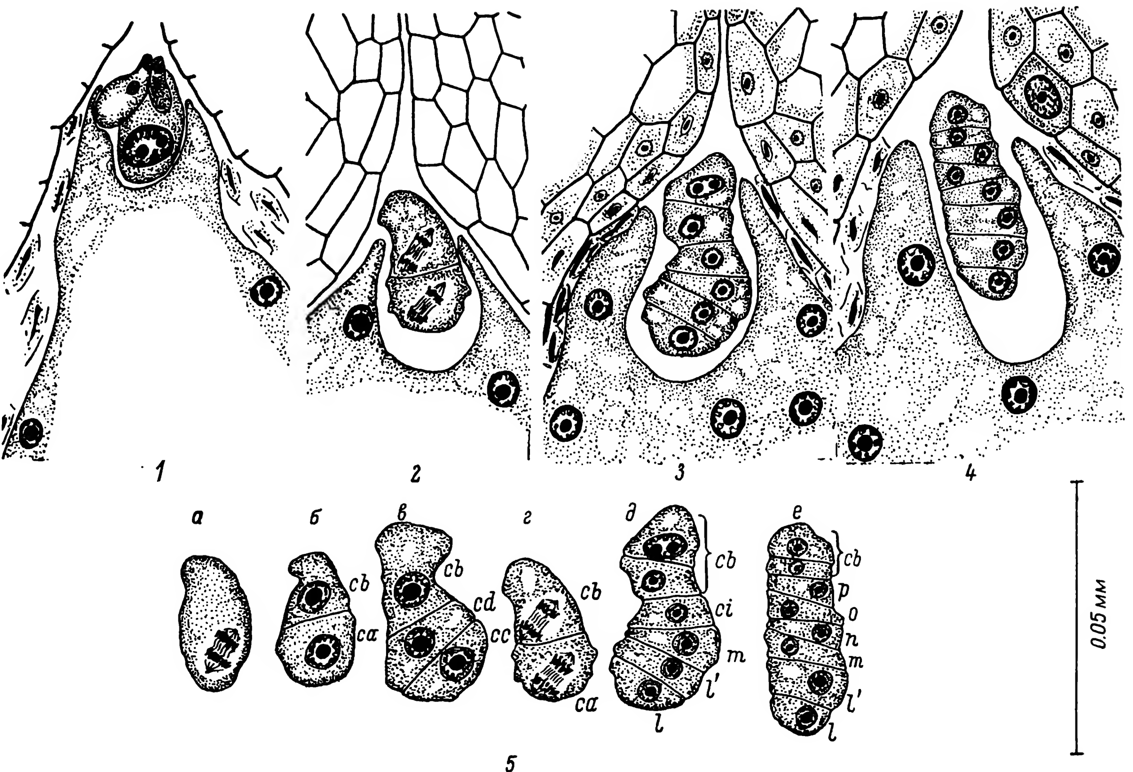


Таблица II

Развитие половых проэмбрио.

1 — зародышевый мешок после оплодотворения, ядро зиготы с двумя ядрышками, эндосперм многоядерный; *2—4* — положение проэмбрио в зародышевом мешке относительно микропиле; *5, а—е* — образование нитевидных проэмбрио.

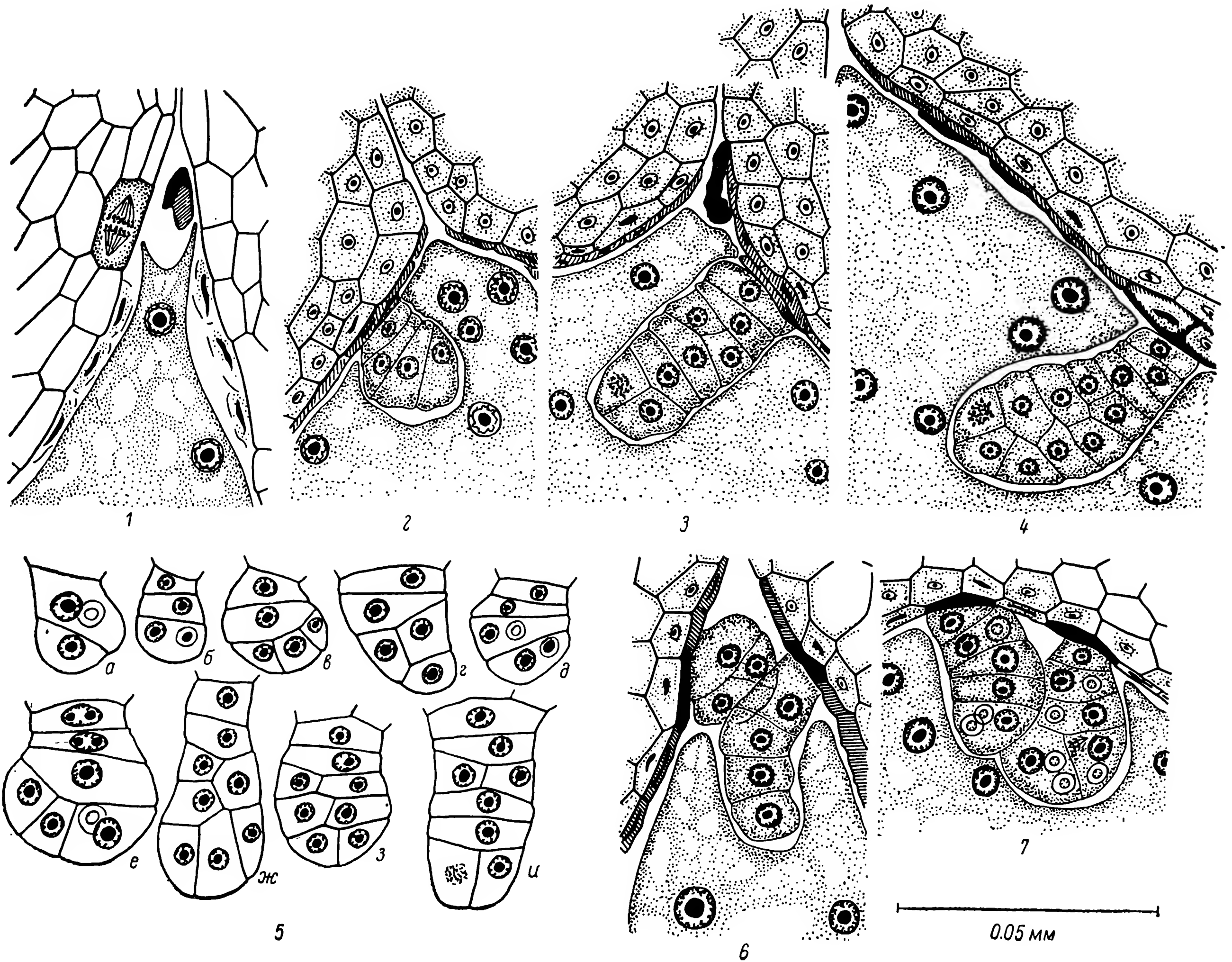


Таблица III

Развитие апомиктических проэмбрио.

1 — стадия гибели яйцевого аппарата, деление одной из клеток внутреннего интегумента; *2—4* — латеральное положение проэмбрио относительно микропиле; *5, а—и* — стадии формирования проэмбрио; *6—7* — случаи образования двух зародышей в семени.

На рис. *2—4* и *6* штрихом изображены дегенерирующие клетки внутреннего интегумента.

ной вакуолью. Клеткообразование в эндосперме начинается довольно поздно, когда количество ядер и цитоплазмы увеличивается. Более мелкие клетки находятся по периферии, а более крупные в центральной части зародышевого мешка.

Эмбриогенез

Зародыши *Euonymus europaea* L. имеют различное происхождение: зародыш может развиваться из какой-либо клетки внутреннего интегумента или же образуется половой зародыш из зиготы. На самых ранних этапах развития половые зародыши можно отличить от интегументальных главным образом по их положению относительно микропиле, причем установить это можно лишь в тех случаях, когда срез прошел через микропиле. Половые зародыши всегда располагаются напротив микропиле, на равном расстоянии от обеих сторон внутреннего интегумента (табл. II, *2—4*). Зародыши, возникшие из клеток интегумента, как правило, находятся сбоку микропиле и примыкают к одной из сторон внутреннего интегумента. Вблизи места прикрепления интегументальных зародышей видны дегенерирующие соседние клетки интегумента (табл. III, *1—4*). На более поздних этапах развития различие в местоположении интегументальных и половых зародышей становится неотчетливым. Зародышевый мешок сильно разрастается, начинается дезинтеграция окружающих его клеток интегумента. Появляется масса темноокрашивающихся остатков клеток вдоль всего зародышевого мешка. В это время микропиле неотчетливо видно из-за смыкания тканей интегумента.

Анализ начальных этапов развития полового зародыша показывает, что первое деление зиготы так же, как и последующие деления зародыша могут сопровождаться образованием наклонной или перпендикулярной перегородок по отношению к длинной оси клетки (табл. II, *5а*, *г*). Базальная клетка двуклеточного зародыша в одних случаях остается в покое. в других делится одновременно с терминальной (табл. II, *5г*). В процессе развития полового зародыша возникала линейная тетрада. Приходилось, однако, наблюдать и до восьми линейно расположенных друг над другом клеток (табл. II, *5е*). Четко выраженная линейная форма половых зародышей на начальных этапах развития является закономерным явлением. По мнению Андерсона (1931) и Джогансена (1950), зародыш бересклета европейского развивается по Caryophyllad-типу. Этот тип характеризуется тем, что его базальная клетка «cb» не делится, а превращается в пузыревидное образование, которое не принимает участия в дальнейшем развитии зародыша. Терминальная клетка «са» в результате поперечных делений образует ряд из четырех клеток, обозначаемых ci, m, l, l′. Далее из этих клеток три нижние делятся продольными стенками, а верхняя «ci» делится поперек (Магешвари, 1954). Сравнивая полученные нами данные со схемой Caryophyllad-типа, следует отметить некоторые отклонения, в частности синхронное деление терминальной и базальной клеток и образование линейных шести- и восьмиклеточных зародышей. Отклонения, обнаруживаемые на ранних стадиях развития, возможно увеличиваются по мере развития полового зародыша. На поздних стадиях развития мы уже не могли отличить половые зародыши от интегументальных (рис. 1).

Интегументальные зародыши, в отличие от половых, не образуют нитевидных проэмбрио. У них раньше начинаются деления клеток внутри ярусов. Эти деления не имеют какой-либо четко выраженной закономерности и направленности. Количество вариантов в направлениях делений увеличивается с ростом числа клеток в зародыше (табл. III, *5*).

В раннем эмбриогенезе у интегументальных зародышей отсутствует дифференциация на подвесок и собственно зародыш. Клетки дерматогена, характеризующие переход от проэмбрио к стадии собственно зародыша, начинают выделяться поздно, лишь на стадии крупного шарообразного зародыша (рис. 1, *ж*, табл. IV, *1*). Эта стадия характеризуется увеличением

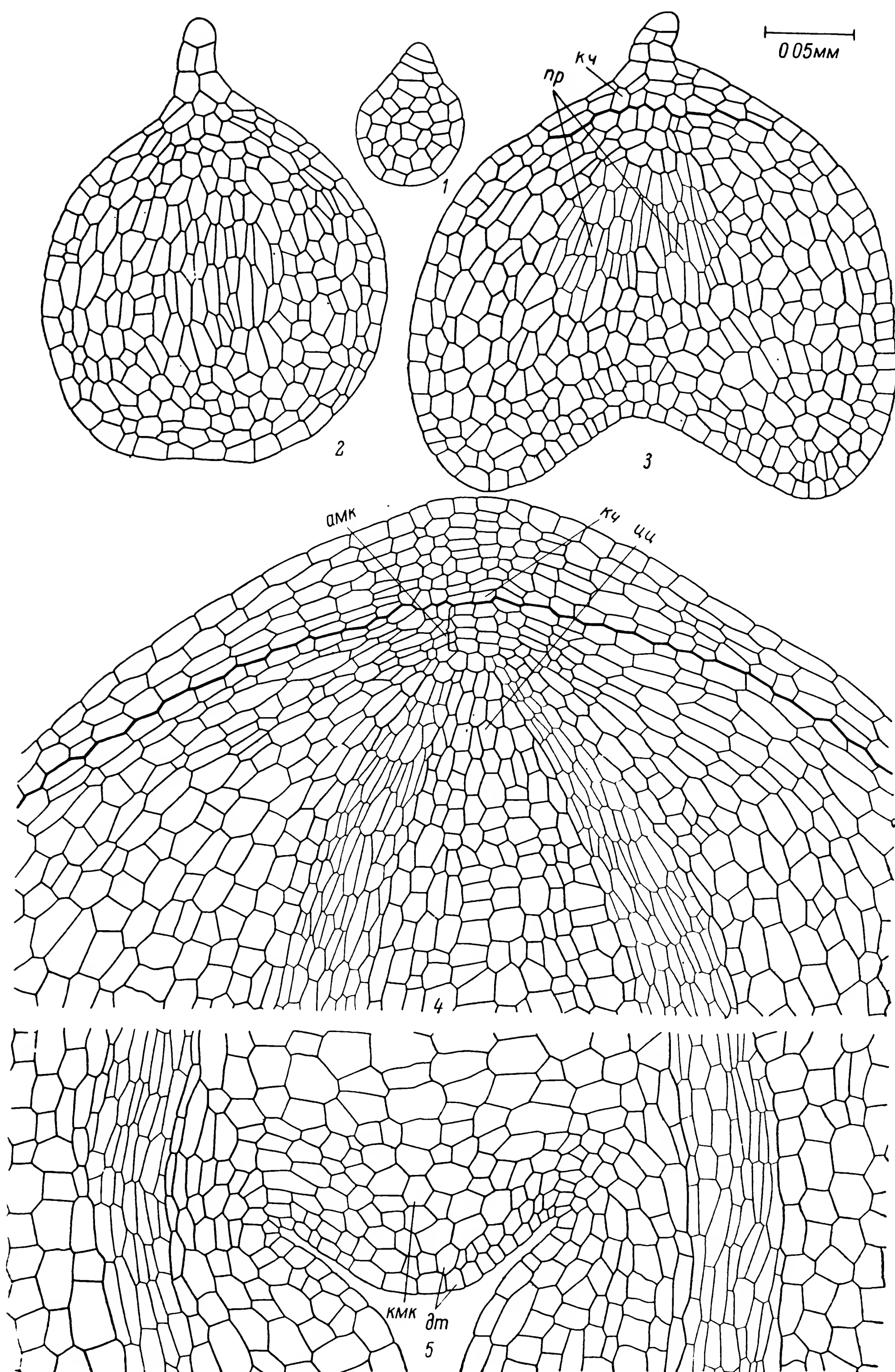


Таблица IV

Поздние этапы развития половых и апомиктических зародышей.

1 — шарообразный зародыш; 2 — начало дифференциации, закладка прокамбиальных элементов; 3 — заложение семядольных бугорков и дальнейшее развитие прокамбиальных элементов; 4 — базальная часть зрелого зародыша; 5 — апекс побега; *кч* — корневой чехлик; *амк* — апикальная меристема корня; *цц* — центральный цилиндр; *дт* — двуслойная туника; *кмк* — комплекс меристематических клеток; *пр* — прокамбий.

интенсивности клеточных делений в терминальной части зародыша и пр ращением делений в базальной. Благодаря этому базальная часть за дыша остается малоклеточной и по форме напоминает подвесок.

Полученные данные по раннему эмбриогенезу половых и инте ментальных зародышей согласуются с результатами исследован Местра (Mestre, 1967). Этот автор показал, что из всех изученных объектов четырехклеточные проэмбрио бересклета европейского на более разнообразны по взаимному расположению клеток. Отклонени от Caryophyllad-типа наблюдались им и на более поздних стадиях развит зародышей. Однако у этого автора нет указаний на происхождение ра сматриваемых зародышей. Отсутствуют у него и сведения о возможнос развития у бересклета европейского интегументальных зародышей. Оч

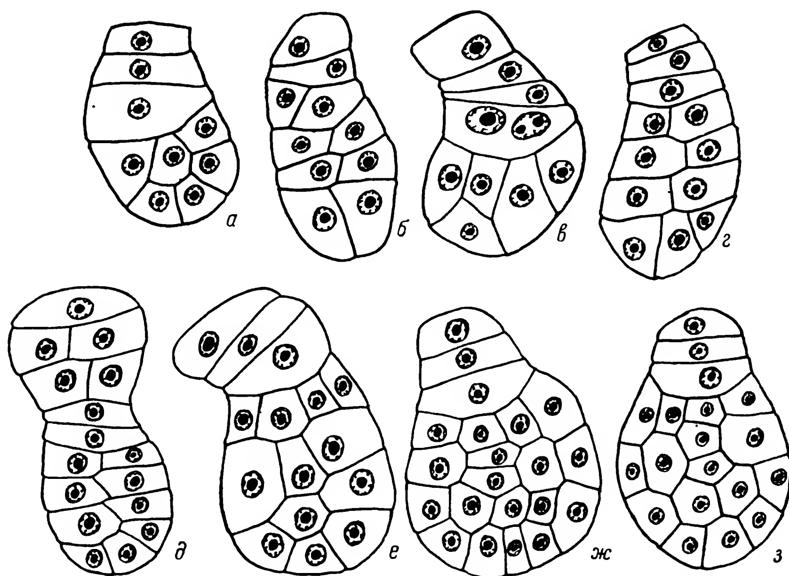


Рис. 1. Стадии развития половых и апомиктических зародышей (*а—з*).

Подробнее в тексте.

видно, он считает, что образуются только половые зародыши, развити которых не подчиняется какой-либо определенной схеме. Мы также не на шли определенной закономерности клеточных делений в раннем эмбрио генезе как у половых, так и у интегументальных зародышей.

У зародышей бересклета европейского, начиная с шарообразной ста дии, деления приобретают направленный закономерный характер; в ре зультате образуются нормально развитые и дифференцированные заро дыши. Одним из первых признаков начала дифференциации являетс появление в центральной части зародыша клеток вытянутой формы, кото рые в дальнейшем образуют прокамбиальный тяж. В это же время в апи кальной части зародыша заметно уплощение, характерное для стадии предшествующей появлению семядолей (табл. IV, *2*). Несколько поздне происходит закладка семядолей в виде двух меристематических бугорков Зона клеток, которая остается в выемке между двумя семядолями, явля ется апикальной меристемой эпикотиля. Одновременно с дифферен циацией в апикальной части зародыша происходит дифференциация в его базальной части. Здесь начинает обосабливаться корневой чехли (табл. IV, *3*).

Зрелый зародыш бересклета европейского дифференцирован; он со стоит из зачаточного корешка, гипокотиля, апекса побега и двух довольн длинных семядолей. Зачаточный корешок состоит из корневого чехлик и расположенных непосредственно под ним клеток апикальной меристемы

Они отчленяют новые клетки, которые входят в состав как плеромы, так и периблемы. Такой тип апикальной меристемы, согласно Гуттенбергу (Guttenberg, 1960), относится к открытому. Корневой чехлик имеет плоскую и широкую форму, от соседних тканей он отделяется нечетко. Апекс побега имеет слабовыпуклую форму и состоит из двуслойной туники и комплекса меристематических клеток. Прокамбиальный тяж уже в области апикальной меристемы разделяется на два пучка, которые заходят в семядоли и почти достигают их конца. В молодой оси корня довольно отчетливо разграничены зоны центрального цилиндра (плеромы) и коры (периблемы).

Зрелый зародыш, за исключением его апикальной и базальной частей, заполнен запасными питательными веществами. Размеры зародыша довольно крупные, средняя длина — 4.1 мм, ширина — 2.7 мм. Несмотря на такие размеры, семена бересклета европейского нуждаются перед прорастанием в длительной стратификации. В период стратификации происходят морфологические преобразования зародыша (Лодкина, 1966). Зародыши бересклета европейского на всех стадиях дифференциации зеленые и имеют хлоропласты. Ко времени созревания в семени сохраняется часть эндосперма.

Семенная кожура состоит из клеток наружного интегумента. Внутренний интегумент к этому времени почти полностью исчезает, от него остается лишь наружный эпидермис и небольшая группа клеток в микропилярной области (рис. 2).

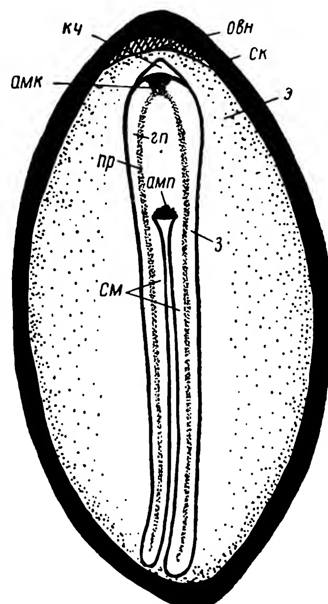


Рис. 2. Схема зрелого семени.

ск — семенная кожура, *э* — эндосперм, *з* — зародыш, *овн* — остатки внутреннего интегумента, *кч* — корневой чехлик, *амк* — апикальная меристема корня, *гп* — гипокотиль, *пр* — прокамбий, *амп* — апикальная меристема побега, *см* — семядоли.

При изучении ранних стадий развития бересклета европейского нам удалось обнаружить три случая образования двух зародышей в одном семени (табл. III, *6*, *7*). В зрелых семенах случаев полиэмбрионии отмечено не было. На основании наших наблюдений можно сделать вывод, что у бересклета европейского полиэмбриония бывает, но редко.

Выводы

1. Макроспорогенез и развитие женского гаметофита у *Euonymus europaea* протекает по Polygonum-типу.

2. У бересклета европейского имеет место индуцированный апомиксис. В этом случае зародыш развивается из какой-либо клетки внутреннего интегумента вблизи микропиле. Изредка происходит оплодотворение и зародыш развивается из зиготы.

3. Половой зародыш можно отличить от интегументального лишь на начальных этапах развития по его расположению относительно микропиле и некоторым чертам раннего эмбриогенеза.

4. На начальных стадиях развития как половые, так и интегументальные зародыши отклоняются от Caryophyllad-типа.

5. С шарообразной стадии развития интегументальные и половые зародыши становятся на путь направленных делений, приводящих к формированию дифференцированных зародышей.

6. В зрелых семенах бересклета европейского не удалось обнаружить более одного зародыша, однако на ранних этапах эмбриогенеза были отмечены случаи полиэмбрионии.

ЛИТЕРАТУРА

Дарвин Ч. (1948). Сочинения. — Епифанова В. Г. (1941). Два типа строения цветов бересклета европейского в связи с его плодоношением. Лесн. хоз., 5. — Лодкина М. М. (1966). Развитие зародыша бересклета европейского (*Euonymus europaea* L.) в период стратификации семян. Бот. журн., 51, 5. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Навашин М. С., Е. Н. Герасимова-Навашина и М. С. Яковлев. (1952). О роли живого вещества в процессе воспроизведения у растений. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5. — Сапанкевич В. Г. (1949). Биология цветения и плодоношения у бересклета европейского и бересклета бородавчатого. Автореф. диссерт., Брянск. — Сапанкевич В. Г. (1951). Развитие пыльцы и семяпочек у бересклета бородавчатого и бересклета европейского. Тр. Брянск. лесохоз. инст., 5. — Сапанкевич В. Г. (1953). Биология цветения и эмбриология бересклета бородавчатого и бересклета европейского. Тр. Инст. леса АН СССР, 11. — Andersson A. (1931). Studien über die Embriologie der Familien *Celastraceae*, *Oleaceae* und *Apocynaceae*. Lundz. Univ. Arsskrift, 27, 7. — Bally W. (1916). Zwei Fälle von Polyembryonie und Partenokarpie. Verh. Schweiz. Nat. Ges., 98. — Braun A. (1860). Über Polyembryonie und Keimung von *Caeledogyne*. — Brizicky G. K. (1964). Polyembryony in *Euonymus* (*Celastraceae*). Journ. Arnold Arbor., 45, 2. — Copeland H. F. (1966). Morphology and embryology of *Euonymus japonica*. Phytomorphology, 16, 3. — Gustafsson A. (1946). Apomixis in higher plants. I. Lunds. univ. Arsskrift, 42, 3.— Guttenberg H. V. (1960). Die Angiospermen. — Jager G. F. (1814). Über die Missbildungen der Gewächse. Ein zur Geschichte und Theorie der Missentwicklungen organischer Körper. — Johansen D. A. (1950). Plant embryology. — Mestre J. C. (1967). La signification phylogenetique de l'embryogenie. Rev. Gen. Bot., 74, 877. — Strasburger E. (1878). Über Polyembryonie. Zeitschr. Naturw., 12 N. F., 4. — Swamy B. G. L. (1948). Agamospermy in *Spiranthus cernua*. Lloydia, 11, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 8 IX 1969).

SUMMARY

In the course of the embryological studies on *Euonymus europaea* no abnormalities were observed either in macrosporogenesis or in the development of the female gametophyte. The per cent fertility among the pollen grains was high. The fertilization of the egg cell often fails. Induced apomixis was observed; in such cases the embryo develops from one of the cells of the inner integumentum situated near the micropyle. In case of fertilization the embryo develops from the zygote. Integumental embryos differ from zygotic ones by their location with respect to the micropyle, and also by certain features of embryogenesis. No distinct regular features were observed in the direction of cell divisions in either type of embryos. It is only beginning from the globular stage that the cell divisions resulting in the formation of differentiated embryos become regular.

УДК 581.145+581.162 : 582.547

И. Е. Иванова

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ РЯСОК (*LEMNACEAE* S. GRAY)

С 5 рисунками

I. E. IVANOVA. CERTAIN CHARACTERISTIC FEATURES OF FLOWERING AND POLLINATION IN DUCKWEEDS (*LEMNACEAE* S. GRAY)

Семейство Рясковые (*Lemnaceae*) включает около 28 видов, распространенных по всей Земле, за исключением холодных областей. Все Рясковые являются гидрофитами и ведут плавающий, реже погруженный образ жизни. Семейство представлено четырьмя родами: *Wolffia* Hork., *Wolffiella* Hegelm., *Lemna* L., *Spirodela* Schleid.; из них два первых рода объединяют в подсем. Вольфиевые (*Wolffioideae*), два последних — в подсем. Лемновые (*Lemnoideae*). Вольфиевые — обитатели тропических областей Африки и Америки, за исключением *Wolffia arrhiza* L. Лемновые распространены как в тропиках, так и далеко за пределами их. Они включают чисто тропические виды, как например *Lemna angolensis* L. (Hegelmaier, 1868; Brown, 1901) и *L. perpussilla* Torr., которая лишь местами проникает в прилежащие к тропикам области (Landolt, 1957), но есть и космополиты. Это известные в нашей флоре *Lemna gibba* L., *L. minor* L., *L. trisulca* L. и *Spirodela polyrrhiza* Schleid. Правда, последние три вида не отмечены в Ю. Америке, а *S. polyrrhiza* — и в Австралии.

Среди других семейств Рясковые занимают исключительное положение в связи с их морфологическими особенностями и редким цветением, во многом еще загадочным. Тело их похоже на плавающий лист. После работ Энглера тело их рассматривают как образование смешанной природы, состоящее из листа, сросшегося с частью стебля, и пользуются для обозначения его термином филлокладии или вайя; но в этот термин вкладывают несколько иной смысл, чем в филлокладии рускуса или вайи папоротников. В зарубежной литературе пользуются уже более 80 лет словом frond (Hillman, 1961), что в переводе означает вайя.

Вольфиевые от Лемновых отличаются меньшими размерами (1—1.5 мм), отсутствием корня, наличием одной или редко двух цветочных ямок на дорсальной стороне филлокладия и отдельным кармашком, в котором происходит почкование, в виде щелевидного или конусовидного углубления в базальной части филлокладия. Обычно цветочная ямка занимает медианное или слегка латеральное положение по отношению к средней линии. Если имеются две цветочные ямки, как у *Wolffiella welwitschii* Hegelm., то они расположены влево и вправо от средней линии. Генеративный аппарат представлен единственной тычинкой и пестиком без следов околоцветника и пленчатого покрывала.

Лемновые крупнее, тело их до 10 мм длины, но чаще 5—6 мм длины. Имеют один корень (*Lemna*) или пучок корней (*Spirodela*), которые отходят от нижней поверхности филлокладия, не ветвятся и не заякориваются в грунт. Базальная часть филлокладия расщеплена двумя латеральными кармашками, в которых происходит вегетативное почкование; гораздо реже в одном из них формируются генеративные органы, состоящие из од-

ного пестика и двух тычинок под одно-двуслойной пленкой, которая образует подобие мешочка, или чаще (у большинства видов) открытое ложе с загнутыми вверх краями (рис. 1). Эта пленка рассматривается как спата (spatha), а тычинки и пестик — как редуцированный початок (spadix), что является одним из доказательств родства *Lemnaceae* и *Araceae*.

Такое толкование структуры генеративных органов Рясковых, как указывает Шульц (Schulz, 1962), исходит от Линнея. Эта точка зрения критикуется Лавальреем (Lawalree, 1943, 1945), который развивая взгляды

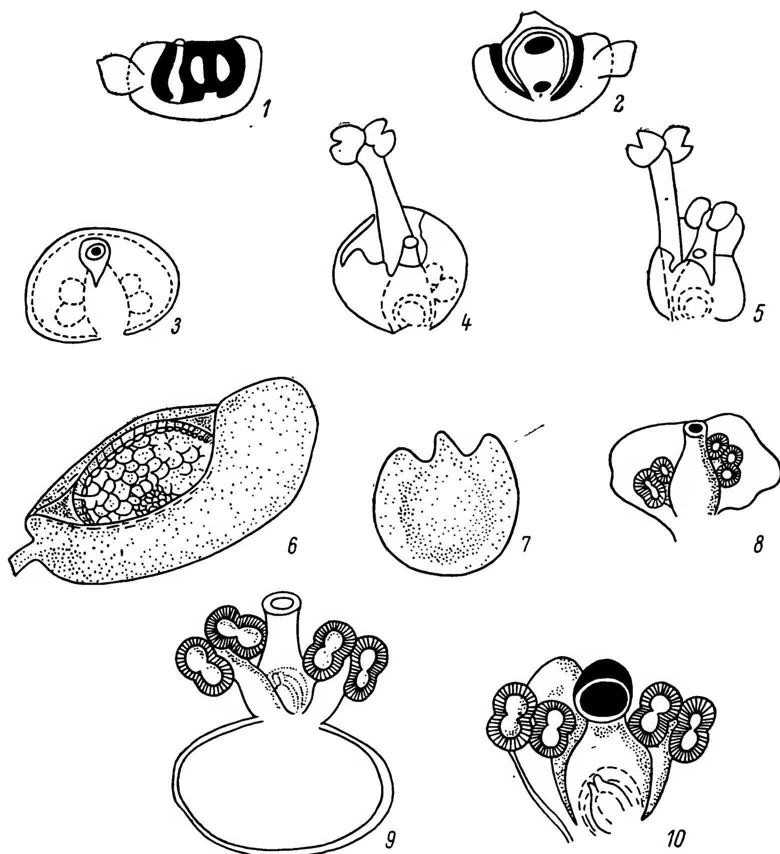


Рис. 1. Черты морфологического сходства филлокладий Вольфиевых и спата Рясковых.

1 — вольфия бескорневая с пестиком и тычинкой в дорсальной ямке; *2* — вольфия бескорневая с плодом; *3—5* — спата ряски тройчатой в последовательные моменты цветения (по Хегельмайеру, 1868); *6* — филлокладий ряски тройчатой; в его кармашке видна спата сразу после обособления плода; *7* — плод ряски тройчатой в момент отделения от материнского филлокладия; *8* — спата *Lemna valdiviana* с пестиком и тычинками; *9* — спата *L. paucicostata* — отогнута; *10* — открытая спата *L. paucicostata*; часть покрывала не изображена (*8—10* — по Хегельмайеру).

Дюмортье (Dumortier, 1829) — цит. по: Lavalree, 1945) придерживается мнения, что у рясок не соцветие, а обоеполый цветок (цит. по Лавальрею, 1945). Подобное же мнение о природе генеративных органов высказывали Гегельмайер (Hegelmaier, 1868) в отношении *S. polyrrhiza*, Магешвари и Кэпил (Maheshwari, Kapil, 1963) относительно *Lemna paucicostata* L. Лавальрей (1945) отмечает, что початок Ароидных имеет иной порядок расположения тычиночных и пестичных цветков на оси, чем у Рясковых. У Ароидных женские цветки располагаются в нижней части оси соцветия, а мужские выше, в том числе у *Pistia*, с которой сближают Рясковые. У рясок же пестик занимает центральное положение, а тычинки более латеральное и прикрепляются ниже пестика. Неоспоримым доводом в пользу наличия у Рясковых редуцированного початка считается присутствие пленчатого покрывала. Однако, на наш взгляд, пленчатое по-

крывало, окружающее тычинки и пестик у рясок, правильнее считать сильно уменьшенным филлокладием с генеративными органами на дорсальной поверхности. Такое понимание сглаживает кажущееся резким различие репродуктивного аппарата Вольфиевых и Лемновых (сравните на рис. 1 Вольфиевых во время цветения и покрывало рясок с генеративными органами). В пользу этого взгляда говорят также наблюдения ряда исследователей (Leal, 1951; Hillman, 1961 и наши данные), отметивших уменьшение размеров филлокладиев ко времени цветения (рис. 2), возрастание толщины покрывала к основанию (Ростовцев, 1905), его зеленый цвет и часто открытый характер. Трудно допустить, чтобы в семействе, отличающемся крайней редукцией, отдельные виды, например *Wolffiella welwitschii* Hegelm., сохранили два редуцированных початка, а не два отдельных цветка.

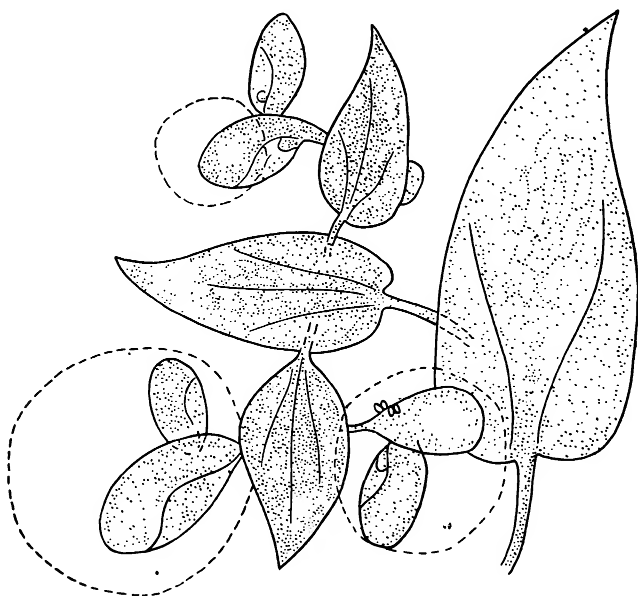


Рис. 2. Преобразование вегетативных филлокладиев в цветущие в цепочке члеников *Lemna trisulca*.

Пунктиром обведены членики, плавающие на поверхности воды.

Так как вопрос о природе генеративных органов у рясок является дискуссионным (цветок или соцветие?), мы в дальнейшем будем пользоваться термином «цветковая группа».

Рясковые цветут настолько редко, что случаи их цветения специально регистрируются. По данным Лютера (Luther, 1947—1948), в Финляндии с 1895 по 1947 г. отмечено лишь 33 случая цветения. В Польше, по сведениям Чопека (Czopek, 1960), обследовавшего гербарий с целью обнаружения цветущих рясок, с 1679 г., было лишь два случая их цветения. Для средней полосы России, по данным Э. Шпора (1915), с 1814 по 1914 г. зарегистрировано 20 случаев цветения рясок. С 1914 по 1967 г. в печати появились сообщения отечественных исследователей лишь о пяти случаях цветения рясок (Жуковский, 1923; Булавкина, 1925; Доброхотова, 1949; Матвеев, 1963). Американский ученый Хикс (Hicks, 1937) сообщает, что цветущую *S. polyrrhiza* наблюдали за последние 200 лет не более 20 раз.

По этой причине до сих пор остается неизвестным минеральный состав воды под цветущими рясками, что необходимо для постановки опытов по индукции цветения. Многие исследователи, которые пытаются раскрыть причины необычного цветения рясок, культивируют их на искусственных растворах Пирсона и Зайделя, Хутнера, Горхама, Гогланда и других. Однако до сих пор в опытах удалось добиться цветения только двух штам-

мов — *Lemna gibba* G-3 и *L. perpussilla* 6746, найденных Канделером (Kandeler, 1955) и Ландольтом (Landolt, 1957).

Летом 1968 г. мы нашли цветущие ряски в прудах г. Новгорода. Цвели три вида: *L. trisulca*, *L. gibba* и *L. minor*. Цветение первых двух видов было массовым, третий встречался единично наряду с цветущей *L. trisulca*. Первый пруд находился в саду педагогического института. 24 мая мы обнаружили плавающие цветущие филлокладии *L. trisulca*. Цветущие филлокладии смыкались в общий ковер в центре пруда, образовывали многочленные (чаще трехчленные) цепочки и имели в одном из кармашков тычинки и пестик. В расположении цветоносных кармашков (в целом для цепочки) относительно оси филлокладия, исходного для цветущих члеников, наблюдалась реже зеркальная, чаще «перевернутая» симметрия (рис. 3). 10 июня жизнь водоема была нарушена очистительными работами, после

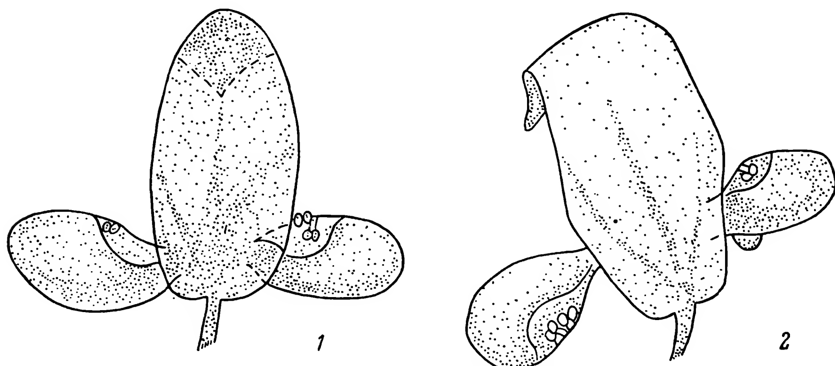


Рис. 3. Типы симметрии в расположении цветоносных кармашков у *Lemna trisulca*.

1 — зеркальная симметрия; *2* — перевернутая симметрия.

чего цветение в течение трех-четырех дней прекратилось. Обследовать воду этого пруда во время цветения рясок не удалось.

Второй пруд с цветущей ряской *L. trisulca* был обнаружен 1 июля в городском парке. Этот водоем, в отличие от первого, имел слабопроточную воду, занимал солнечное место, но так же, как и первый, был хорошо защищен от ветра. Цветение ряски тройчатой продолжалось до середины июля и прекратилось после холодных дней с продолжительными дождями, в результате чего температура поверхности воды понизилась с 24 до 10°.

Цветущая *L. gibba* была найдена 1 августа неподалеку от здания института в мелкой канаве (до 30 см глубиной) на глинистом грунте с сильно загрязненной водой. Цветение и обильное плодоношение наблюдались до 2 сентября. Поверхность канавы была затянута в основном нецветущими зелеными плоскими члениками ряски горбатой. Цвели и плодоносили лишь членики, сильно вздутые снизу из-за обильно развитых воздушных камер, имеющие сверху пурпуровый или оливковый оттенки. Они образовывали среди общей зеленой массы скопления, выделяющиеся слабопурпуровой окраской.

В период цветения ряски тройчатой и горбатой были сделаны химические анализы воды (см. таблицу). Сравнение этих данных с искусственным раствором Пирсона и Зайделя, а также с раствором Гогланда показали различия по содержанию макро- и микроэлементов. Концентрация ионов кальция, магния и сульфатов в природном растворе оказалась в 3—10 раз больше, тогда как содержание микроэлементов (марганца и меди) — в 5—10 раз меньше, а цинк отсутствовал вовсе. В среде под ряской горбатой не был обнаружен марганец.

Относительно способа опыления у рясок существуют самые противоречивые мнения. С. И. Ростовцев (1905) считает их анемофильными растениями. Ряд исследователей (Delpino, 1881; Ludvig, 1910, Zaunik, 1916,— цит. по: Шульц, 1962) настаивают на наличии у рясок зоофилии. Сам Шульц,

Данные химического анализа воды под цветущими рясками

Показатели	*Lemna trisulca*	*Lemna gibba*
pH (мг экв/л)	7.6	7.8
Общая жесткость (мг/л)	9.64	15.24
Содержание кислорода (мг/л)	0.92	3.35
Окисляемость (мг/л)[1]	32.90	21.12
БПК5 (биохимическая потребность в кислороде) (мг/л)[2]	53.51	5.35
Содержание углекислоты (мг/л)	25.74	21.75
Сухой остаток (органика и неорганика) (мг/л)	920.40	1484.00
Органика (мг/л)	375.60	492.80
Щелочность (натрий и калий) (мг экв/л по 0.1 н HCl)	9.8	8.0
$Ca^{\cdot\cdot}$ (мг/л)	96.50	198.40
$Mg^{\cdot\cdot}$ (мг/л)	57.61	88.3
$Fe^{\cdot\cdot}$ и $Fe^{\cdot\cdot\cdot}$ (мг/л)	0.98	0.46
$Cu^{\cdot\cdot}$ (мг/л)	0.15	0.04
$Mn^{\cdot\cdot}$ (мг/л)	0.27	Не обнаружено
$Zn^{\cdot\cdot}$	Не обнаружено	Не обнаружено
$NH^{\cdot}_4$ (мг/л)	0.66	0.10
NO'_2	Не обнаружено	Не обнаружено
NO'_3	Не обнаружено	Не обнаружено
SO''_4 (мг/л)	87.56	465.60
Cl' (мг/л)	144.00	139.00
PO'''_4 (мг/л)	Следы	0.50
SiO_2 (мг/л)	10.00	4.70

следуя Гегельмайеру (1868) и Энглеру (Engler, 1889), склонен считать ряски самоопыляющимися растениями. Гегельмайер (1868), приписывая им автогамию, допускает и возможность перекрестного опыления. Каждый исследователь приводит доводы в пользу наличия того или иного способа опыления. Ростовцев (1905 : 17—19) пишет: « . . . Ряска принадлежит к растениям протерогиничным. . . Когда вскроется пыльник, то достаточно бывает небольшого толчка, например, происходящего от удара ряски, вследствие движения воды, от ветра или от какой-либо другой причины, чтобы поднялось небольшое облачко пыльцы . . . Отсюда следует, что ряска растение анемофильное». Далее он замечает, что пыльца у рясок обильная, а неподвижность пыльников компенсируется легкой подвижностью самих цветущих растений.

Сторонники представления о насекомоопылении отрицают возможность ветроопыления рясок. В качестве доказательсва наличия у них зоофилии они приводят шиповатость пыльцы и способность пылинок сцепляться довольно прочно в комочки (Людвиг, 1910, — цит. по: Шульц, 1962). Людвиг исключает и самоопыление на основе наблюдавшейся им протерандричности у ряски малой, что, однако, противоречит наблюдениям Ростовцева (1905). Насекомыми-опылителями он считает тех водных животных, которые перемещаются по поверхности воды, особенно водяных клещиков. Дельпино (1881, — цит. по: Шульц, 1962) и Зауник (1916, — цит. по: Шульц, 1962) считают опылителями рясок улиток, которые будто бы захватывают пыльцу подошвами и слизистыми шлейфами, перенося ее на другие цветки. Зауник указывает, что опылителями могут быть лишь те улитки, которые перемещаются по нижней поверхности скученных растений ряски или вдоль их зарослей. Иначе они могут разрушить и смять цветки своими слизистыми шлейфами.

[1] Окисляемость — количество кислорода, необходимое для окисления органических веществ, растворенных в 1 л. воды.

[2] БПК5 — количество кислорода, которое необходимо для разложения органических веществ сухого остатка, полученного из одного л. воды.

Энглер (1889 : 161) настаивает на самоопылении рясок и как доводы в пользу этого приводит следующее наблюдение: «Рыльце ко времени вскрытия пыльников становится способным воспринимать пыльцу. При этом положение пыльников является таковым, что опыление должно было бы происходить внутри соцветия, как это случается у большинства Ароидных».

Наши наблюдения над цветущими экземплярами ряски тройчатой и горбатой в комнатных условиях (в воде того водоема, откуда были взяты растения) показали, что ряски могут использовать в определенной последовательности все подмеченные прежними исследователями способы опыления. Гидрофилия исключена.

Вначале они ведут себя как насекомоопыляемые, затем как ветроопыляемые растения, и, если перекрестное опыление не произошло, как самоопыляющиеся растения.

Цветение *Lemna trisulca*

В водоеме городского парка нам попадались цепочки из 9—10 связанных друг с другом филлокладиев. На этих цепочках можно было проследить переход от погруженных вегетативных к плавающим цветущим členикам (рис. 2). Исходный вегетативный членик по площади своей поверхности в шесть-восемь раз превосходил цветущие. Морфологическое преобразование члеников осуществлялось постоянно. Вначале исходный членик производил подобные себе с заостренными верхушками филлокладии, которые отличались от материнского лишь меньшими размерами и заметно укороченными «черешками»[1] (Гегельмайер, 1868) или «стерженьками» (Ростовцев, 1905). Затем следовали еще более мелкие филлокладии, «черешки» которых едва просматривались, но верхушки оставались заостренными. И, наконец, в кармашках последних развивались молодые цветущие филлокладии с закругленными верхушками и глубоким просвечивающим цветочным кармашком с одной стороны. Также менялись окраска и толщина члеников в цепочке. Вегетативные филлокладии были бледными, серо-зелеными, утоньшенными, часто с подгибающейся вниз верхушкой. Далее следовали более темные плотные, а за ними темно-зеленые цветущие филлокладии с закругленными верхушками. Последние всегда располагались на поверхности воды. Стенки кармашков изобиловали клетками с мощными рафидами. Клетки с рафидами были вытянуты вдоль, параллельно краям кармашков. Тычинки и пестик развивались либо только в левых, либо в правых кармашках филлокладиев во всей цепи (если смотреть на филлокладий сверху, повернув его основанием к себе). Положение цветочной почки зависело от того, из какого кармашка, левого или правого, появлялся филлокладий, несущий в одном своем кармашке цветочную почку, в другом вегетативную. Развитие зачатков внутри кармашков происходило импульсами, то в левом, то в правом кармашке. Например, сначала становился заметным цветочный зачаток в левом кармашке молодого побега. В это время в правом кармашке изменений не наблюдалось, вегетативный зачаток не просматривался. Обозначившись, цветочный зачаток приостанавливал свой рост и несколько часов не менял своих очертаний и размеров. Зато в это время в правом кармашке появлялся вегетативный зачаток молодого филлокладия. Далее вегетативный зачаток приостанавливал свой рост, а цветочный зачаток продолжал дальнейшее развитие. За это время он заметно выдвигался вперед и к выходу из кармашка, после чего рост его вновь приостанавливался. Вегетативный же зачаток возобновлял рост и т. д. Эта интересная особенность в развитии рясок прежними исследователями не отмечена.

Полное развитие филлокладия, несущего цветочную почку, из видимого зачатка продолжалось около четырех дней, развитие в цветочной

[1] «Черешком» мы здесь называем суженную часть филлокладия, посредством которой дочерний членик прикрепляется к материнскому филлокладию в глубине кармашка, где происходит почкование.

почке пестика и тычинок — около семи дней, цветение с момента выхода пестика из кармашка до отмирания тычинок — около семи дней. Таким, образом, с момента заложения побега, способного произвести цветки, до завершения его развития и цветения проходит не менее 20 дней.

По нашим наблюдениям, как и по данным Ростовцева (1905), ряска тройчатая протерогинична. Вначале из кармашка появлялся столбик с ворончатым рыльцем и приподнимался над водой. Столбик в месте перехода к рыльцу изгибался так, что устье воронки оказывалось обращенным в сторону материнского филлокладия. В устье рыльца появлялась крупная водянистая капля, которая легко впитывалась фильтровальной бумагой. Капля далеко выдвигалась над поверхностью материнского филлокладия в виде выступа. Она могла быть легко задета ползающими насекомыми (рис. 4, *1*). При уколе иглой капля втягивалась внутрь рыльца, однако через несколько часов при хорошем освещении появлялась вновь. Рыльце оставалось жизнеспособным около 50 часов, вплоть до появления собственных тычинок. В этот момент было возможным перекрестное опыление. Нам приходилось наблюдать членики, у которых рыльце вяло до созревания первой тычинки (рис. 4, *2*).

Первой, вслед за столбиком, появлялась терминальная, ближайшая к верхушке филлокладия тычинка, которая обгоняла в росте пестик. Один пыльник ее обычно приподнимался на коротком участке связника чуть выше другого. Потом положение их выравнивалось.

Ко времени рассеивания пыльцы первой тычинкой рыльце у одних экземпляров увядало, у других сохранялось жизнеспособным до созревания пыльцы другой тычинки, но тогда положение рыльца менялось, оно поворачивалось устьем кверху, образуя под вскрывшимися пыльниками первой тычинки чашу, плотно прижатую к тычиночной нити (рис, 4. *3*). В этот момент положение тычинки и пестика становилось таким, что могло легко произойти самоопыление. Мы часто наблюдали при таком положении генеративных органов (которое сохранялось около 24 часов) пыльцу в устье рыльца. Базальная тычинка, ближайшая к основанию филлокладия,[1] в это время находилась еще в зачаточном состоянии. Ее пыльники были хорошо заметны у основания столбика в виде выпуклых эллиптических тел желтого цвета. Через 24 часа после появления первой тычинки из кармашка выдвигалась вторая тычинка. Ко времени растрескивания пыльников второй тычинки первая тычинка выравнивалась и ложилась на воду, пыльники ее закрывались, а нить становилась прозрачной и малозаметной. Рыльце уже было разрушено, а из кармашка возвышался столбик с лоскутами ткани прежнего рыльца. Вначале во вскрывшихся пыльниках обнаруживалась энтомофильная слабошиповатая пыльца, которая выступала из пыльников плотно сцепленными и, видимо, влажными комочками (о чем можно было судить по свежей желтой окраске пыльцы). Затем отдельные комочки свисали вниз, едва удерживаясь общей массой пыльцы в пыльниках, и отрывались. Через 12—24 часа после вскрытия пыльников облик пыльцы менялся, приобретая анемофильный характер. Она несколько тускнела, принимала блеклый оттенок, становилась легко сыпучей. Мы обнаруживали пыльцу в изобилии на воде и на поверхности цветущих члеников. Видимо, в это время пыльца могла переноситься воздушными течениями на далекие расстояния и оседать на поверхности воды, на теле насекомых и на поверхности других члеников (на сплавинах встречались в обилии представители сем. Aphididae — тли).

Пыльца второй тычинки не могла опылять собственное рыльце, которое к этому времени оказывалось нежизнеспособным, но была в состоянии опылять соседние цветущие экземпляры в других цепочках ряски.

Первая, терминальная тычинка, функционировала около 60 часов, вторая, базальная, около 90 часов.

---

[1] Основанием мы условно принимаем ту часть филлокладия, которая имеет «черешок» или погружена в кармашек материнского филлокладия.

После увядания рыльца и столбика становился заметным моло плодик в виде красноватого вздутия внутри кармашка, в ложе из од слойной пленки хлорофиллоносных клеток (рис. 4, *4*). Молодой п у *L. trisulca* сначала был эллипсовидно-шаровидным с остатком столби потом у него развивались по бокам зеленые крыловидные выросты и к на нижней поверхности.

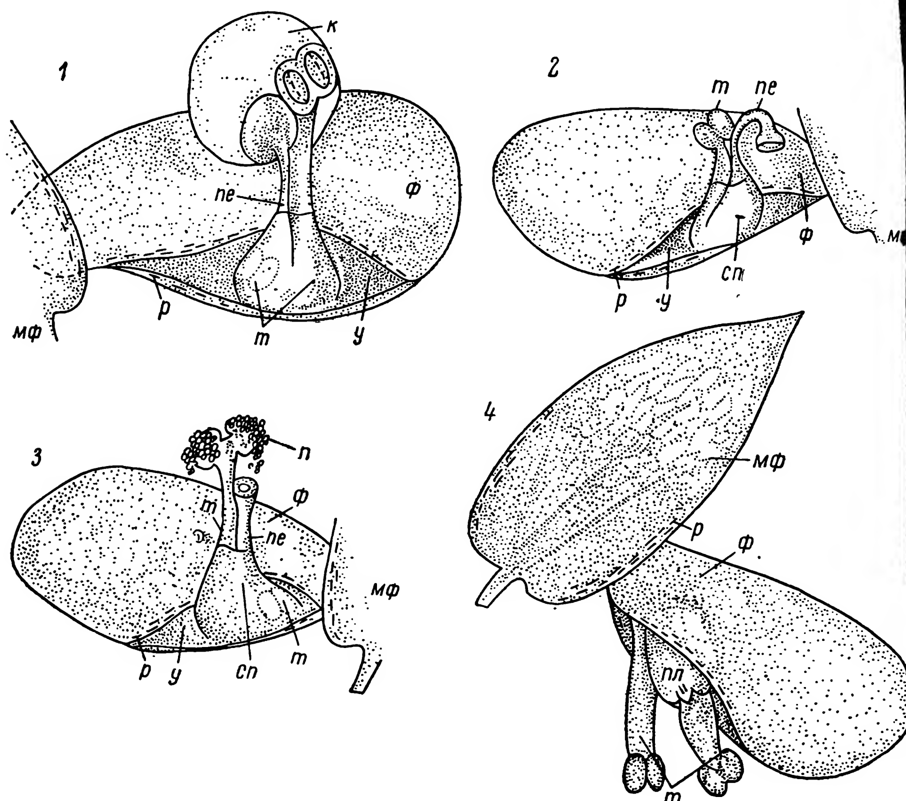


Рис. 4. Положение генеративных органов в различные моменты цветения у *Lemn trisulca*.

1 — рыльце с каплей до созревания собственной пыльцы; *2* — рыльце увядает до созревани первой тычинки; *3* — рыльце не увядает и принимает положение, удобное для опыления пыль цой первой тычинки; *4* — цветение заканчивается, завязь превращается в плод; *мф* — част материнского филлокладия; *ф* — филлокладий; *у* — устье кармашка; *пе* — пестик; *т* — ты чинки; *п* — пыльца; *к* — капля; *пл* — плод; *р* — рафиды; *сп* — спата.

Цветение *Lemna gibba*

У ряски горбатой также было заметно постепенное уменьшение фи локладиев в цветущей цепочке. Обычно цепочки были короче, из 4- члеников. Все они, за исключением исходного и самого крупного, име корни. Воздушные камеры были сильнее развиты в пределах цепоч у более старых цветущих филлокладиев, особенно у первого из них.

Цветочный филлокладий у ряски горбатой развивался трое суто Затем из кармашка появлялся столбик. У одних экземпляров он расп лагался вертикально и рыльце было направлено устьем вверх, у друг рыльце было обращено к поверхности материнского филлокладия (рис. 5 В течение 24 часов рыльце было способно воспринимать чужую пыльц Потом одна за другой, с интервалом в 10—12 часов, появлялись снача терминальная, потом базальная тычинки и рассеивали пыльцу над в еще жизнеспособным рыльцем; после этого рыльце увядало, а завя превращалась в красноватый плодик с килем внизу, крыловидны выростами по бокам и остатком столбика. В отличие от ряски тройчато ряска горбатая очень редко имела характерный изгиб столбика с пов

ротом устья рыльца в сторону материнского филлокладия. Так же нам не пришлось видеть капли жидкости на рыльце у этого вида. Кроме того, у ряски горбатой обе тычинки поочередно могли высыпать пыльцу на еще способное к ее восприятию рыльце, тогда как у ряски тройчатой эта функция выпадала только на долю первой тычинки. Отсюда мы заключили, что перекрестное опыление у ряски горбатой не так часто по сравнению с самоопылением.

Нам кажется, что противоречивые, порой взаимоисключающие представления о способе опыления у рясок вызваны двумя причинами: во-первых, отсутствием строгой приспособленности этих растений к определенному способу опыления и, во-вторых, тем, что в зачаточном состоянии тычинки всегда становятся заметными гораздо раньше столбика, а при распускании «цветковой группы» столбик во всех случаях обгоняет в росте тычинки и появляется первым. Из наших наблюдений можно заключить, что ряски способны опыляться перекрестно насекомыми и ветром, а также самоопыляться, если перекрестное опыление не произошло.

Перекрестное опыление возможно благодаря тому, что рыльце становится восприимчивым к пыльце задолго до выхода наружу собственных тычинок. Самоопыление же возможно в силу того, что рыльце еще долго сохраняет жизнеспособность и после созревания собственной пыльцы. Мало того, если не произошло перекрестного опыления, то рыльце меняет положение, поворачиваясь устьем вверх и располагаясь под пыльниками собственной тычинки. У тех экземпляров, где имело место перекрестное опыление, рыльце вянет до созревания собственной тычинки.

Признаками насекомоопыления у рясок можно считать следующие особенности: характерный поворот рыльца к поверхности материнского членика в первое время цветения, так что капля в устье рыльца может быть легко задета насекомыми; сильное развитие воздушных камер, которые значительно уменьшают удельный вес растения и предотвращают погружение цветков в воду под тяжестью насекомых-опылителей; изменение окраски цветущих филлокладиев, приобретающих темно-зеленые, оливковые и пурпуровые тона, обеспечивающие привлечение насекомых; образование сплавин ко времени цветения, так что насекомые могут свободно посещать цветущие экземпляры. В связи с последним положением упомянем об открытии Канделером (1955) одного интересного явления, названного им эффектом старого раствора. Изучая физиологию цветения штамма G-3 ряски горбатой, он заметил, что тот цветет лишь в старом питательном растворе, где ряска содержалась длительное время. Если же раствор регулярно заменялся свежим, то растения не зацветали. Канделер допустил, что сплавины способствуют зацветанию рясок благодаря выделению индуцирующих цветение веществ.

Мы обращаем внимание на вторую, не отмеченную Канделером особенность эффекта старого раствора. По мере его старения, ряски благодаря их энергичному вегетативному размножению образуют плотные массы. Сплавины, должно быть, необходимы для посещения рясок насекомыми-опылителями. Эта особенность цветущих рясок выявлена нашими полевыми наблюдениями и наблюдениями предыдущих исследователей. Цветение обнаруживается там, где ряски образуют сплавины.

У рясок возможно и ветроопыление, так как пыльца во время цветения меняет свой характер от энтомофильного к анемофильному.

У многих исследователей (Ростовцев, 1905; Lawalree, 1945; Landolt, 1957; Schulz, 1962) есть указания на большой геологический возраст сем. Рясковых: *Lemna* и *Spirodela* обнаружены в верхнемеловых отложениях в присущей этому семейству крайне упрощенной форме. По данным Лавальрея (1945) и Шульца (1962), Рясковые можно считать более древним семейством, чем Ароидные (*Araceae*) и Болотникоцветные (*Helobiales*). Лавальрей (1943, 1945) высказывается даже за первичную простоту у рясок.

Изучение способов опыления у древних семейств представляет большой интерес для познания эволюции этого процесса у покрытосеменных

и дальнейшего развития филогенетической системы цветковых. Наблюдения над опылением у рясок показали, что они проявляют большую пластичность репродуктивного аппарата и в связи с этим способны использовать различные агенты опыления — накекомых и ветер, а также осуществлять автогамию. Н. В. Первухина (1967 : 186) предполагает, что у первичных покрытосеменных сочетались эти способы опыления. Она пришла к выводу, что одним из важных факторов эволюционного про-

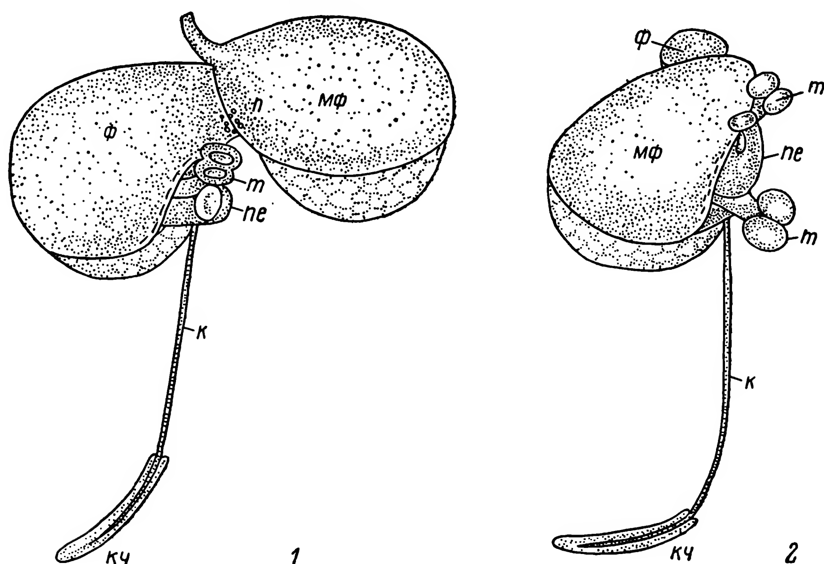


Рис. 5. Цветение *Lemna gibba*.

1 — рыльце обращено устьем к поверхности филлокладия; *2* — рыльце обращено устьем вверх; *мф* — материнский филлокладий; *ф* — филлокладий; *т* — тычинки; *п* — пыльца; *к* — корень; *кч* — корневой чехлик; *пе* — пестик.

гресса покрытосеменных была «не столько энтомофилия, сколько необычайно гибкий и пластичный репродуктивный аппарат покрытосеменных, способный чутко реагировать на условия существования, приспосабливая к ним механизм опыления». Далее она пишет: «Первичные покрытосеменные, как можно предполагать, были в первую очередь перекрестниками и опылялись как при помощи ветра, так и при помощи агентов из мира животных, сохраняя самоопыление как резерв в затрудненных условиях существования».

В заключение выражаю искреннюю благодарность за помощь в проведении химических анализов Р. И. Пирушкиной, за просмотр рукописи и ценные замечания Н. В. Первухиной, Ю. С. Григорьеву и Т. К. Горышиной.

ЛИТЕРАТУРА

Булавкина А. (1925). Дополнения к статье Э. А. Шпора: Некоторые данные о цветении рясок. Изв. Главн. бот. сада, 8. — Доброхотова К. В. (1949). Цветение ряски в водоемах дельты р. Волги. Журн. Природа, 10. — Жуковский А. В. (1923). О цветении *Lemna* в окрестностях г. Ярославля. — Жуковский А. В. (1948). Биология цветения ряски. Уч. зап. Молотовск. пед. инст., 11. — Матвеев В. И. (1963). О цветении ряски *Lemna gibba* L., Бот. журн., 48, 2. — Первухина Н. В. (1967). Опыление первичных покрытосеменных и эволюция способов опыления. Бот. журн., 52, 2. — Ростовцев С. И. (1905). Биолого-морфологический очерк рясок. — Шпор Э. (1915). Некоторые данные о цветении рясок. Тр. Костромск. научн. общ. по изучению местн. края, 4. — Brown N. E. (1901). *Lemnaceae*. Flora of Tropical Africa, 8. — Czopek M. (1960). Ekologiczno-fisiologiczne badania nad zakwitaniem gatunkow z rodziny *Lemnaceae*. Wiadom. bot., 4, 3—4. — Engler A. (1889). *Lemnaceae* (Wasserlinsen). В кн.: A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, т. 2, Abt. 3. — Hegelmaier F. (1868). Die Lemnaceen. — Hicks L. E. (1937). The *Lemnaceae* of Indiana. Amer. Midl. Naturalist. — Hillman W. S. (1961). The *Lemnaceae*, or duckweeds. A review descriptive a. experimental Literature. Bot. rev., 27, 2. — Kandeler R.

(1955). Über die Blüttenbildung bei *Lemna gibba* L. Zeitschr. Bot., 43, 1. — Landolt E. (1957). Physiologische und Ökologische untersuchungen an *Lemnaceae*. Ber. Schweiz. bot. Ges., 67. — Lawalree A. (1943). La multiplication vegetative des *Lemnacees*. Cellule, 54, 3. — Lawalree A. (1945). La position systematique des *Lemnaceae* et leur classification. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 77, 2. — Leal A. R. (1951). La floracion de *Lemna gibba* L. et *Lemna parodiana* Giard (*Lemnaceae*) en Mendoza. Revista Facultad Sciencias agraria, 3, 1. — Luther H. (1947—1948). Die Funde von blühenden *Lemnaceen* in Finnland. Memoranda Societatis pro fauna et flora fennica, 24.— Maheshwari S., R. Kapil. (1963). Morphological and embryological studies on the *Lemnaceae*, 11. Amer. Journ. Bot., 50, 9. — Schulz Br. (1962). Wasserlinsen.

Новгородский педагогический институт. (Получено 12 II 1969).

SUMMARY

The species of the *Lemnaceae* subfamily differ from those of *Wolffioideae* by the presence of the spathe. According to the author's opinion the membranous spathe of duckweeds is the phyllocladium reduced in size with reproductive organs on the dorsal surface (as in *Wolffioideae*).

The data on the chemical analyses of water under flowering specimens are very important for the knowledge of the ecology of flowering of duckweeds.

Duckweeds are capable of pollination by insects, by wind and also of self-pollinating in cases-of failure in cross-pollination.

УДК 581.331.2 : 582.

Р. К. Аскерова

К ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ТРИБЫ *CICHORIEAE* СЕМЕЙСТВА *COMPOSITAE*

С 2 рисунками и 2 таблицами рисунков

R. K. ASKEROVA. A CONTRIBUTION TO THE PALYNOLOGICAL CHARACTERIZATION OF THE TRIBE *CICHORIEAE* OF *COMPOSITAE*

Подтриба *Cichoriinae*, установленная Гофманом (Hoffmann, 18 на основании особенностей строения хохолка семянок, как и вся его с стема сложноцветных, является в значительной части искусственной объединяет роды генетически не связанные друг с другом.

В новой классификации *Cichorieae* Стеббинс (Stebbins, 1953) в изве ной мере усовершенствовал систему Гофмана, указав для некотор подтриб (как, например, *Scorzonerinae*) более естественные границ При характеристике подтриб Стеббинс наряду с общеморфологически признаками приводит также сведения о хромосомных числах, характе скульптуры и окраски пыльцы. Важность применения данных о морф логии пыльцы в систематике и филогении растений получила неоднокр ное подтверждение в ряде работ (см. Куприянова, 1956; 1965; Штэ 1961; Skvarla a. Turner, 1965, и др.). Однако сведения о пыльце, при денные Стеббинсом, являются элементарными и не могут иметь суще венного значения для характеристики отдельных подтриб, тем боле что скульптура пыльцевых зерен не является достаточно устойчив признаком.

Семейство Сложноцветных в целом палинологически исследова еще недостаточно. Однако имеющиеся сведения о строении пыльцы р дов трибы *Cichorieae* (Wodehouse, 1935; Pausinger, 1951, цит. по Saa 1961, и др.) и знакомство с пыльцой большого числа родов убежда нас в возможности использовать данные палинологии в разрешен вопросов систематики этой трибы.

Особенностью пыльцевых зерен родов трибы *Cichorieae* являются скул птурные образования на поверхности пыльцы, окружающие различн формы ячеи (лакуны). Водхауз (1935) в своей капитальной работе «Р len grains» все разнообразие этих лакун сводит к шести формам: пор вые (poral), надпоровые (abporal), околопоровые (paraporal), экватор альные (equatorial), межпоровые (interporal) и полюсные (polar). О новываясь на сочетании форм лакун и их общего числа, пыльцу вс известных ему родов трибы *Cichorieae* он подразделяет на три основн типа: 1 тип — *Taraxacum*, пыльца с 15-ью лакунами (3 поровых, нет э ваториальных лакун); 2 тип — *Tragopogon*, пыльца с 15-ью лакуна (3 экваториальных, нет поровых лакун); 3 тип — *Scorzonera*, пыл с 20-ью лакунами (6 экваториальных, нет поровых лакун).

Все остальные отклонения пыльцы от этих типов он считает видо менением последних.

Паусингер (1951, цит. по: Saad, 1961) в своей работе о пыльце *Cich rieae* всю трибу по характеру пыльцы делит на две группы: 1. *Leontodo*

тип (характеризующийся присутствием поровых лакун), соответствует 1-му типу Водхауза; 2. *Tragopogon*-тип (без поровых лакун), соответствует 2-му и 3-му типам Водхауза.

Общим для этих классификаций является то, что они основываются на принципе простого сочетания форм лакун и их общего числа, что не позволяет уловить какую-либо закономерность. Возможно, именно по этой причине указанные классификации не нашли отражения в системе Стеббинса.

Нам представляется, что к выделению типов пыльцы в данной трибе следует подходить на основе иного принципа, а именно — определять положение апертуры относительно тех лакун, которые с ней непосредственно связаны, независимо от общего числа лакун и их сочетания. В этом случае образование лакун приобретает значение признака, важного для диагностики подтриб.

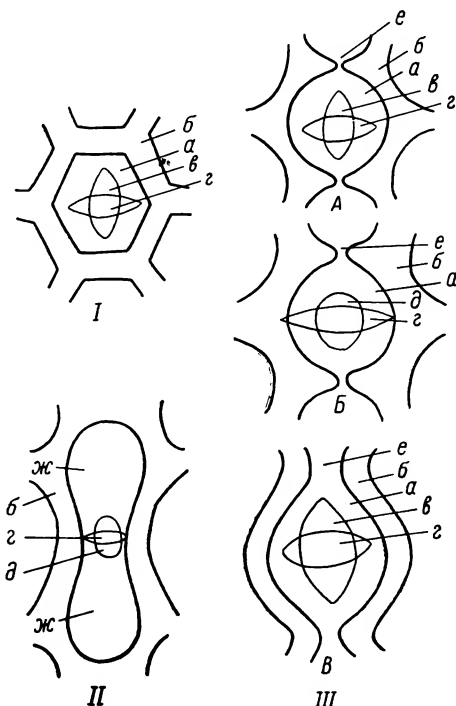


Рис. 1. Схематическое изображение типов пыльцы трибы *Cichorieae*.

I, II, III (А, Б, В) — типы пыльцы; *а* — поровая лакуна, *б* — гребни, *в* — борозда, *г* — устье, *д* — пора, *е* — межлакунная щель, *ж* — надпоровые лакуны.

Пыльцевые зерна родов трибы *Cichorieae* имеют 3 или 4 апертуры, расположенные в экваториальной зоне на равном расстоянии друг от друга. При этом возможны три случая: 1) апертуры находятся в закрытых поровых лакунах; 2) апертуры в открытых поровых лакунах, связанных с двух сторон через межлакунные щели с лакунами, лежащими на той же меридиональной линии; 3) апертуры расположены в промежутке между двумя смежными надпоровыми лакунами, лежащими на одной меридиональной линии с апертурами. Пыльцу с апертурами в закрытых лакунах можно рассматривать как I тип; пыльцу с апертурами в открытых лакунах — как II тип; пыльцу с апертурами, расположенными между лакунами — как III тип (рис. 1).

Такое деление на типы отвечает основным таксономическим делениям трибы. Во флоре СССР триба *Cichorieae* представлена 5-ью подтрибами (из 8-ми по Стеббинсу): *Scolyminae*, *Cichoriinae*, *Scorzonerinae*, *Hypochaerinae* и *Lactucinae*.

Пыльца I типа свойственна подтрибе *Scolyminae* (с одним родом *Scolymus* L.); Водхауз пыльцу этого рода относит к типу *Taraxacum*; Паусингер — к типу *Leontodon*.

Пыльца II типа встречается в подтрибах *Lactucinae* (самой большой по количеству родов, относящихся к различным линиям) и *Hypochaerinae* (возможно, являющейся одной из линий предыдущей подтрибы); Водхауз пыльцу этих подтриб относит к типу *Taraxacum*, Паусингер — к типу *Tragopogon*.

Пыльца III типа свойственна родам подтрибы *Scorzonerinae*; Водхауз эти роды относит к типу *Tragopogon* и *Scorzonera*, Паусингер — к типу *Tragopogon*.

Таким образом, каждой из 4-х названных подтриб свойственна пыльца одного из названных типов. Исключение составляет пятая подтриба — *Cichoriinae*. Исследование пыльцы ее родов и входит в нашу задачу.

Прежде чем перейти к рассмотрению этой подтрибы отметим, что из трех остальных подтриб, не встречающихся в пределах Советского Союза,

подтриба *Dendroseridinae* (с родом *Dendroseris* Don) имеет пыльцу II тип т. е. открытую поровую лакуну (Водхауз, 1935), но полустенки ме лакунных щелей, видимо, здесь более короткие. Из двух других подтр нами просмотрена пыльца отдельных родов: *Troximon* Nutt., *Pyrrhopa pus* DC. (подтриба *Microseridinae*), *Stephanomeria* Nutt., *Chaetadelp* A. Gray, *Lygodesmia* D. Don, *Rafinesquia* Nutt., *Anisocoma* Torr. et Gr и *Calycoseris* A. Gray (подтриба *Stephanomerinae*). Пыльца этих род так же относится к II типу.

Следует иметь в виду, что II тип наиболее распространенный и, видим может давать отклонения, выражающиеся в изменении формы поров лакуны; однако основной принцип — расположение апертуры внут более или менее измененной, но открытой поровой лакуны у исследова ных нами пыльцевых зерен сохраняется всегда.

Подтриба *Cichoriinae* в понимании Гофмана (1894) включала больш число родов (22). Стеббинс (1953) значительно сократил число их, с хранив в составе подтрибы следующие 9 родов: *Cichorium*, *Catananch Koelpinia*, *Arnoseris*, *Tolpis*, *Haenseleria*, *Hyoseris*, *Hispidella*, *Hymen nema*. Однако, и в этом небольшом объеме данная подтриба продолжа оставаться сборной, на что обращает внимание сам Стеббинс. Роды *H menonema*, *Cichorium* и *Catananche* он считает близко родственными противопоставляет им роды *Hispidella*, *Tolpis*, *Arnoseris* и, с некотор сомнением, *Koelpinia*, указывая на родство их с родами подтрибы *Cr pidinae* (*Lactucinae*), в частности, с *Hieracium* L. Роды *Haenseleria* и, о части, *Hyoseris*, по мнению Стеббинса, занимают особое положение не имеют родства с другими родами.

С целью выявления взаимоотношений между этими родами мы из чили пыльцу восьми родов данной подтрибы (в объеме, установленн Стеббинсом). Пыльцевого материала по *Haenseleria* Boiss. мы не имел а литературные сведения о пыльце этого рода взяты из работы Водхау (1935).

Препараты изготовлялись ацетолизным методом Эрдтмана и мет дом спиртовой фиксации с последующим применением основного фу сина и изучались под микроскопом МБИ-6. Измерения проводили на препаратах, изготовленных первым методом.

В изученной подтрибе пыльца оказалась разнотипной. У родов *C chorium*, *Hispidella*, *Haenseleria*, *Arnoseris*, *Tolpis*, *Hyoseris* и *Hymen nema* — пыльца II типа. У остальных двух родов — *Koelpinia* и *Cat nanche* — пыльца III типа.

Как следует из приведенной ниже палинологической характеристи отдельных родов данной подтрибы, пыльца их по своей форме, строени апертур и внутренних слоев экзины, независимо от принадлежности к ра личным типам, обнаруживает определенную общность.

Пыльца всех исследованных родов почти шаровидная (исключен составляет *Hymenonema*, у которого пыльца обычно эллипсоидальн сплющенная). Апертуры сложные: бороздно-оровые (colporate) или п рово-оровые (pororate). Бороздно-оровые апертуры состоят из редуц рованной бороздки (colpus) и устья (os); порово-оровые — из поры (р rus) и устья. У того и другого типа апертур имеется выходное отверст (exitus). Бороздно-оровый тип апертур отмечен у родов *Cichorium*, *H oseris* и *Hymenonema*; для остальных родов характерен порово-оров тип. Интина у всех родов двуслойная, однако, еуинтина не всегда яс прослеживается. Ексинтина толще еуинтины, хорошо различима и обыч в различной степени утолщена в области апертур. Экзина толстая, от до 6μ толщины, многослойная; нэкзина тонкая, мэкзина толще и замет утолщается у краев апертур, где иногда клиновидно суживается и пр поднимается; подстилающий слой тонкий.

У пыльцевых зерен большинства родов имеется 3 ряда столбико Самый нижний представлен короткими, обычно редкими палочкови ными столбиками; средний состоит из длинных колонковидных столб ков, в 2—3 раза превосходящих по длине короткие столбики и упира

щихся в основание шипов; третий ряд составляют очень мелкие, частые, прямоугольные столбики, расположенные непосредственно под тегиллумом. У родов *Hymenonema*, *Koelpinia* и *Catananche* столбиковый слой состоит только из длинных стержней, разветвляющихся под шипами; кроме того, у родов *Koelpinia* и *Catananche* каждый шип располагается на небольшом столбике (рис. 2). Шипы треугольные, треугольно-шиловидные или конусовидные.

В противоположность внутренним слоям скульптурная часть экзины исследованных родов отличается значительным разнообразием.

Как уже отмечалось выше, у большинства родов (семи из девяти) пыльца относится к типу с открытой поровой лакуной.

По степени ехинолофатности все эти роды (исключая *Hymenonema*) можно подразделить на две группы. К первой группе относятся роды *Cichorium*, *Haenseleria*, *Hispidella* и *Hyoseris*. Пыльцевые зерна этих родов имеют четко выраженные гребни, образующие стенки геометрических форм лакун. Общее число лакун обычно 15—17 (*Hyoseris*): поровые, надпоровые, околопоровые; у последнего рода имеются также полярные лакуны.

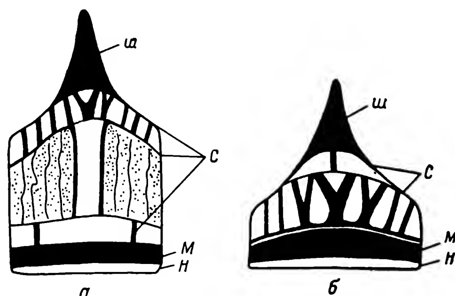


Рис. 2. Схема строения оболочки пыльцевых зерен подтрибы *Cichorieae* в оптическом разрезе.

а и *б* — 2 типа столбикового слоя; *ш* — шипы, *с* — столбиковый слой, *м* — мэкзина, *н* — нэкзина.

По степени развитости полярного утолщения пыльца всех четырех родов различна. Полярное утолщение наиболее редуцировано у *Haenseleria*, значительно развито у *Hispidella* (в виде шестигранника); у *Hyoseris*, имеющего полярные лакуны, полярные утолщения имеют вид небольшого треугольника в центре этих лакун.

Следующие два рода — *Arnoseris* и *Tolpis* — составляют вторую группу. Пыльца этих родов имеет частично ехинолофатную скульптуру, так как гребни здесь образуют только стенки поровых лакун и экваториальные ребра; надпоровые и околопоровые лакуны (последние сильно редуцированы) в той части, где они граничат с полярным утолщением, монолитных гребней не образуют. Общее число лакун также 15 (как и у первой группы), и они такой же формы. Полярные утолщения у этих родов сильно развиты и занимают значительную часть поверхности пыльцы.

В отличие от этих двух групп, пыльца рода *Hymenonema* обладает рядом своеобразных признаков, выделяющих ее среди всех рассмотренных родов. Скульптура пыльцевых зерен этого рода так же ехинолофатная, но гребни здесь образовались путем слияния только оснований крупных конусообразных бугров. Общее число лакун 12; кроме поровых и надпоровых, пыльца этого рода имеет также экваториальные лакуны (околопоровые лакуны отсутствуют). Полярные утолщения редуцированы и представлены тремя короткими ребрами, соединяющимися в центре полюса.

Koelpinia и *Catananche* имеют общий тип пыльцы. Пыльцевые зерна первого рода ехинолофатные, общее число лакун 15—20; они надпоровые, экваториальные и межпоровые. Полярные утолщения в виде шести-восьмигранника. У *Catananche* пыльца скорее шиповатая, так как вся поверхность, кроме участков надпоровых лакун, усажена буграми, образующими только местами фрагменты гребней. Общее число лакун 6 или 8 (указание Водхауза о наличии у вида *C. lutea* слабо выраженных поровых лакун не подтвердилось изучением наших препаратов; гребни надпоровых лакун у всех видов этого рода в области пор несколько приподнимаются, но обособленной лакуны не образуют).

Таким образом, результаты палинологического изучения подтверждают предположения Стеббинса о сборности рассматриваемой подтрибы. Роды *Koelpinia* и *Catananche*, имеющие отличный от всех остальных родов тип пыльцы, вероятно, правильнее исключить из данной подтрибы и относить к подтрибе *Scorzonerinae*, с представителями которой они сходны не только по типу пыльцы, но и параллельным жилкованием листьев. Что касается остальных родов, то и среди них, как это видно из вышеизложенного, нет единства в морфологии пыльцевых зерен. Исключение составляет пыльца родов *Arnoseris* и *Tolpis*.

Особого внимания заслуживает пыльца *Hymenonema*, отличающаяся от пыльцы всех родов целым комплексом признаков: сплющенной формой, разветвленностью столбиков, крупными конусообразными буграми, формой поровых лакун и, наконец, образованием экваториальных лакун. По своей скульптуре в полярном положении пыльца этого рода сильно напоминает представителя трибы *Vernoniae*, изображенного у Водхауза (1935 : 471).

Оценивая высказанные Стеббинсом соображения о взаимоотношениях родов исследуемой подтрибы, можно отметить, что в некоторых случаях наши палинологические данные совпадают с точкой зрения Стеббинса. Так, роды *Cichorium*, *Catananche* и *Hymenonema* действительно могут быть противопоставлены родам *Tolpis*, *Arnoseris* и *Hispidella*, как считает Стеббинс, но близкое родство первых трех родов, указываемое им, нашими данными не подтверждается. Сомнение Стеббинса относительно близости рода *Koelpinia* к родам *Arnoseris* и *Tolpis* имеет основание, поскольку пыльцевые зерна этих родов относятся к разным типам.

Роды *Hyoseris* и *Haenseleria*, по мнению Стеббинса, занимают особое положение в подтрибе; изучение пыльцы этих родов обнаружило сходство их с пыльцой представителей другой подтрибы — *Lactucinae* (*Lactuca* L., *Sonchus* L. и др.).

В заключение необходимо отметить, что приуроченность определенных типов пыльцы к отдельным подтрибам может быть использована для палинологической характеристики последних. Соответствие трех типов пыльцы трем основным подтрибам — I типа — подтрибе *Scolyminae*, II типа — подтрибе *Lactucinae* и III типа — подтрибе *Scorzonerinae*, подтверждает естественность этих подтриб. Наличие в подтрибе *Cichoriinae* двух типов пыльцы указывает на искусственность последней.

В палинологической литературе из восьми исследованных нами родов только для *Cichorium* и *Catananche* (Андреев 1925, цит. по Сладкову, 1962; Wodehouse, 1935, и др.) имеются краткие сведения о пыльцевых зернах; подробное описание их пыльцы и сведения о пыльцевых зернах остальных шести родов приводятся ниже впервые.

Cichorium L.

Табл. I, *1, 2*

C. intybus L. — пыльцевые зерна трех-сложноапертурные, шаровидные, в очертании с полюса шестигранные, с экватора округлые или широко эллиптические, полярная ось 31—35 μ, экваториальный диаметр 32—36 μ; бороздки продолговато-овальные, находятся внутри поровой лакуны, устья поперечные, коротко заостренные, выходное отверстие с неровными краями; интина двуслойная, еуинтина тонкая, ексинтина толще, в области апертур утолщается; экзина 6.5 μ толщины (без шипов), многослойная, нэкзина очень тонкая, мэкзина заметно толще, у краев апертур сильно утолщается и несколько приподнимается, столбики самые нижние короткие, редкие, палочковидные, средние в виде колонок, внизу более широкие, вверху упирающиеся в основание шипов, и верхние частые, прямоугольные; скульптура ехинолофатная, гребни 3.5 μ ширины, 4.5 μ высоты, окружают правильной формы лакуны, шипы узко-конические, от 2.5 до 3.5 μ длины, экваториальные ребра усажены 4—5-ью шипами; лакун 15: 3 поровые, 6 надпоровых и 6 околопоровых, поровые лакуны открытые, шестигранные, эллиптические, 8—9 μ длины, 10—13 μ ширины, межлакунные щели очень узкие, надпоровые лакуны пятигранные, внутри удлиненные, овальные, околопоровые лакуны пятигранные, нижние боковые стороны параллельные, верхние соединяются под углом; полярные утолщения слабо развиты в виде узких треугольников,

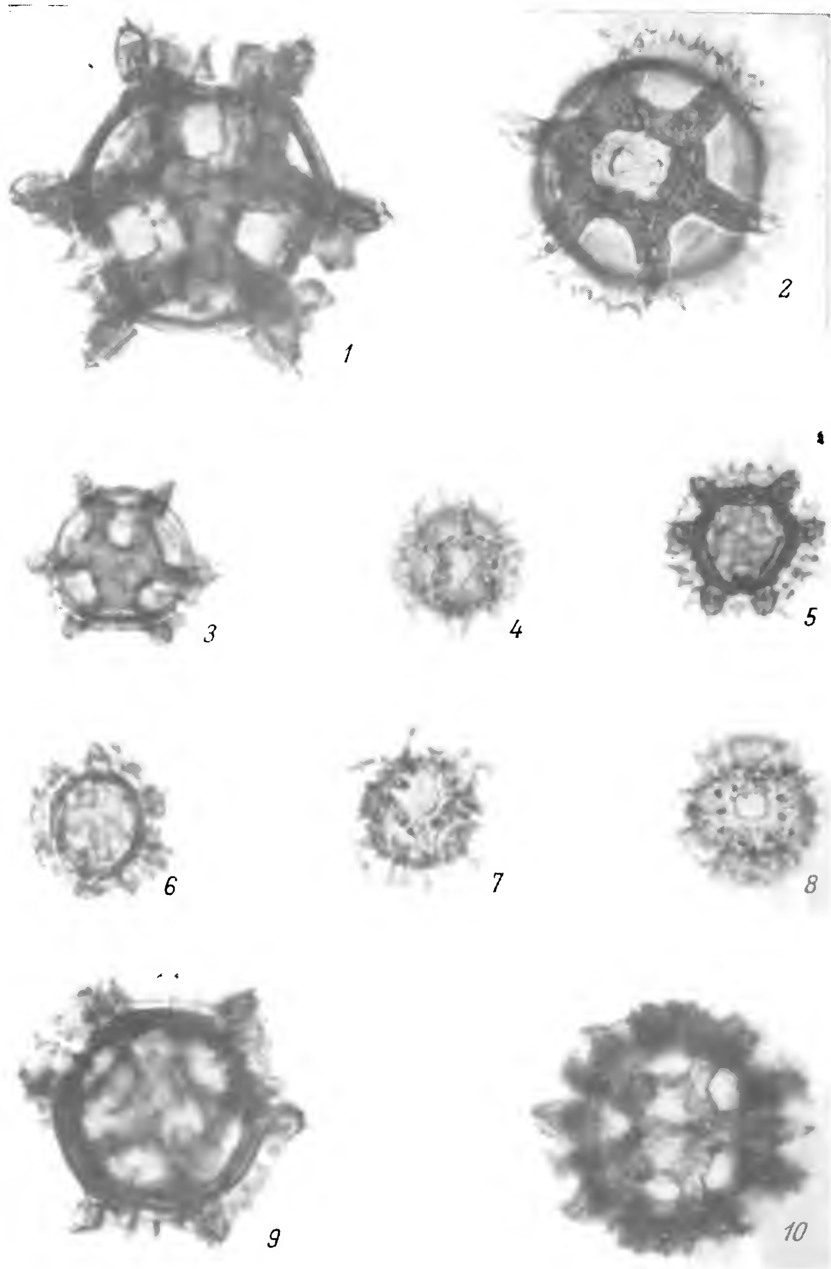


Таблица I

Пыльцевые зерна трибы *Cichorieae.*

1, 2 — *Cichorium intybus* L.; *3, 4* — *Hispidella hispanica* Lam.; *5, 8* — *Tolpis barbata* (L.) Gaertn.; *6, 7* — *Arnoseris minima* (L.) Schweigg. et Korte; *9, 10* — *Hyoseris radiata* L.

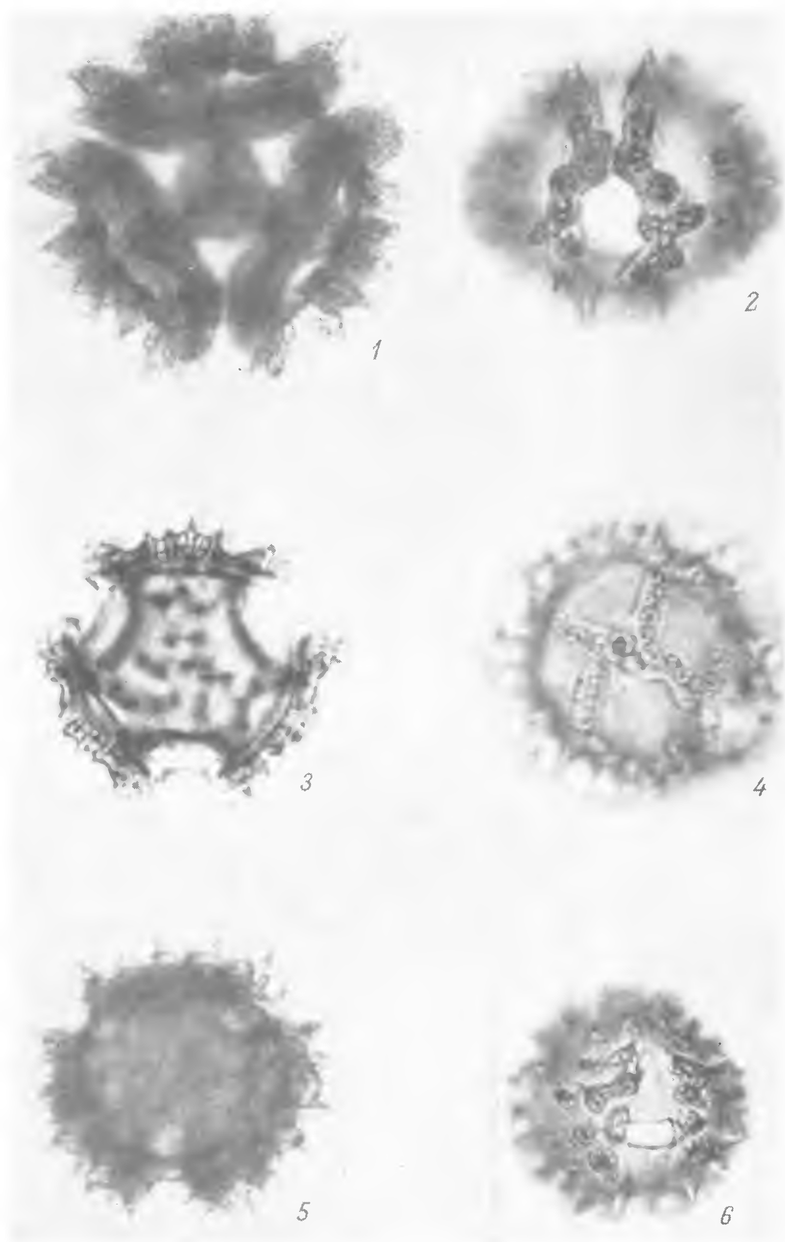


Таблица II.

Пыльцевые зерна трибы *Cichorieae*.

1, 2 — *Hymenonema graecum* (L.) DC.; 3, 4 — *Koelpinia linearis* Pall.; 5, 6 — *Catananche lutea* L.

с вогнутыми сторонами, усаженных 4-мя шипами по краям и с 1—3-мя в центре утолщения; текстура гребней и полярных утолщений мелкозернистая, мембрана дна лакун гладкая.

Исследованные образцы: Азербайджан, район Геокчай, 21 VIII 1930, М. Сахокиа.

Общее распространение рода: в значительной части Европы и Азии, в Северной Африке и как заносное в Америке.

Arnoseris Gaertn.

Табл. I, *6*, *7*

A. minima (L.) Schweigg. et Koerte — пыльцевые зерна трех-сложноапертурные, почти шаровидные, в очертании с полюса трехлопастно-округлые, с экватора угловато-округлые или эллиптические, более или менее сплюснутые с полюсов, полярная ось 19—21 μ, экваториальный диаметр 19—22 μ; поры округлые, устья поперечные, почти втрое превышающие ширину пор, выходное отверстие с ровными краями, квадратное; интина двуслойная, еуинтина тонкая, ексинтина в области пор незначительно утолщается; экзина 2.5—2.7 μ толщины (без шипов), многослойная, нэкзина тонкая, мэкзина несколько толще, у краев апертур утолщается, приподнимается и выгибается наружу, столбики образуют три ряда: короткие редкие палочковидные, длинные колонковидные и очень мелкие прямоугольные, расположенные под шипами; скульптура частично ехинолофатная, гребни около 3.4 μ ширины и 2.2 μ высоты, образуются только вокруг поральной лакуны, шипы треугольно-шиловидные, иногда с крючковидносогнутой верхушкой, около 1.7 μ длины, экваториальные ребра нечетко выражены, широкие, с двумя рядами шипов по 3 шипа на каждом ряду; лакун 15: 3 поровые, 6 надпоровых и 6 околопоровых, поровые лакуны открытые, шестигранные, внутри округлые, 4—5 μ диаметром, межлакунные щели очень узкие, надпоровые лакуны с трех сторон окружены краями полярного утолщения, овальные, меньше поральной лакуны, околопоровые лакуны ограничены нечетко очерченными краями полярного утолщения и экваториальных ребер, поперечно-вытянутые, узкие; полярные утолщения почти целиком занимают полярную область, бугры с сидящими на них шипами находятся друг от друга на расстоянии (1.5) 2—2.5 μ, диаметр бугров около 1 μ; текстура всей поверхности мелкозернистая, мембрана дна лакун гладкая.

Исследованные образцы: Gandenkesu, VI 1899, B. Bremen.

Общее распространение: Европа, Средиземноморье, заносное в Сев. Америке, Австралии, Новой Зеландии.

Tolpis Adans.

Табл. I, *5*, *8*

T. barbata (L.) Gaertn. — пыльцевые зерна трех- изредка четырех-сложноапертурные, почти шаровидные, в очертании с полюса трехлопастно-округлые, с экватора угловато-округлые или эллиптические, полярная ось 20—22 (25) μ, экваториальный диаметр 20—22 (27) μ; поры округлые, устья поперечные, почти втрое превышают ширину поры, выходное отверстие округлое или округло-квадратное; интина двуслойная, еуинтина тонкая, ексинтина заметно утолщается в области апертур; экзина около 3.5 μ толщины (без шипов), многослойная: нэкзина вдвое тоньше мэкзины, последняя по направлению к апертурам утолщается и приподнимается, столбики образуют три ряда: в нижнем они короткие редкие, палочковидные, в среднем — длинные и колонковидные, в верхнем — очень короткие прямоугольные, расположены под шипами; скульптура частично ехинолофатная, гребни 3.5—4 μ ширины, 1.7 μ высоты, образуются только вокруг поровой лакуны, шипы шиловидно-треугольные, около 1.5—2 μ длины, экваториальные ребра выражены нечетко, широкие, с шипами, расположенными в два ряда по 4—6 в каждом ряду, или раздваиваются на более узкие гребни с 4-мя шипами на каждом гребне; лакун 15 (20): 3 (4) поровые, 6 (8) надпоровых и 6 (8) околопоровых, поровые лакуны открытые шестигранные, внутри квадратно-прямоугольные, 3.5 μ длины, 4.9 μ ширины, межлакунные щели очень узкие, надпоровые лакуны с трех сторон окружены краями полярного утолщения, внутри округлые или округло-овальные, меньше поральных лакун, околопоровые лакуны ограничены нечетко очерченными краями полярного утолщения и экваториальных ребер, поперечно-вытянутые, узкие; полярные утолщения занимают почти всю полярную область, расстояние между сидящими на нем буграми около 1—1,8 μ, диаметр бугров меньше 1 μ; текстура всей поверхности мелкозернистая, мембрана дна лакун гладкая.

Исследованные образцы: Gallia merid. 23 V 1930, B. Pawlowsky.

Общее распространение рода: Средиземноморье, Азорские и Канарские острова.

Hispidella Barnad. ex Lam.

Табл. I, *3, 4*

H. hispanica Lam. — пыльцевые зерна трех-сложноапертурные, почти шаровидные, в очертании с полюса трехлопастные или треугольно-округлые, с экватора округло-эллиптические, полярная ось 16—19 μ, экваториальный диаметр 18—19 μ; поры округлые, устья поперечные узко-щелевидно-заостренные, выходное отверстие эллиптическое или реже округлое; экзина около 2 μ толщины (без шипов), многослойная, нэкзина тонкая, мэкзина вдвое толще, у краев апертур утолщается, иногда клиновидно приподнимается, столбиковый слой состоит из трех рядов: в нижнем столбики короткие, частые, палочковидные, в среднем — длинные, колонковидные и в верхнем— мелкие прямоугольные, расположены по краю гребня и под шипами; скульптура ехинолофатная, грани четко выражены, шипы около 1.2 μ длины, треугольные, экваториальные ребра усажены 5—6-ью шипами; лакун 15: 3 поровые, 6 надпоровых и 6 околопоровых, поровые лакуны открытые, шестигранные, внутри округло-квадратные, около 5 μ длины, 6.5 μ ширины, межлакунные щели узкие, надпоровые лакуны полукруглые, околопоровые лакуны пятигранные, нижние боковые грани прямые, верхние соединяются под углом, в верхней части с 1—3-мя разбросанными буграми; полярные утолщения развиты в виде шестигранника, с тремя почти прямыми сторонами, чередующимися с тремя вогнутыми, с наибольшим радиусом 5.5 μ и наименьшим 3 5 μ, бугры на поверхности утолщения расположены в 3—4 ряда; текстура гребней мелкозернистая, мембрана дна лакун гладкая.

Исследованные образцы; Espagne, 16 V 1863, E. Bourgeau.

Общее распространение рода: Пиренейский полуостров.

Hyoseris L.

Табл. I, *9, 10*

H. radiata L. — пыльцевые зерна трех-сложноапертурные, шаровидные, в очертании с полюса шестигранные, с экватора округлые или широко-эллиптические, полярная ось 32—33 μ, экваториальный диаметр 33—35 μ; бороздки продолговато-овальные, устья поперечные, постепенно заостренные, выходное отверстие с зазубренными краями, эллиптическое; интина двуслойная, еуинтина тонкая, равномерная, ексинтина около 1 μ толщины, в области апертур вдвое утолщается: экзина 4—5 μ толщины (без шипов), многослойная, нэкзина тонкая, мэкзина около 1—1.5 μ толщины, у краев апертур сильно утолщается, столбикорый слой представлен тремя рядами: нижним коротким, палочковидным, средним длинным, колонковидным и верхним мелким, прямоугольным; скульптура ехинолофатная, гребни четко выражены, 3.5—4 μ высоты, шипы треугольные, около 2 μ длины, экваториальные ребра усажены 6—8-ью шипами; лакун 17: 3 поровые, 6 надпоровых, 6 околопоровых и 2 полярные, поровые лакуны открытые, шестигранные, внутри эллиптические, редко округлые, 6—9 μ длины, 8—11.5 μ ширины, межлакунные щели узкие, надпоровые лакуны в очертании снаружи и внутри почти округлые, околопоровые лакуны шестигранные, трапециевидные, нижние боковые грани прямые, верхние направлены наклонно, полярные лакуны шестигранные с тремя почти прямыми сторонами, чередующимися с тремя дуговидно-вогнутыми; полярные утолщения развиты только в центре полярных лакун, в виде треугольника, бугры с шипами, находящимися друг от друга на расстоянии около 1—1.5 μ, участки полярных лакун, находящиеся перед околопоровыми лакунами, свободны от полярного утолщения; текстура гребней и полярных утолщений мелкозернистая, мембрана дна лакун гладкая.

Исследованные образцы: Prov. Genova (Italia), 1 V 1900, R. Canneva.

Общее распространение рода: Средиземноморье.

Hymenonema Cass.

Табл. II, *1, 2*

H. graecum (L.) DC. — пыльцевые зерна трех-сложноапертурные, эллипсовидные, в очертании с полюса треугольно-округлые, с экватора эллиптические, полярная ось 41—43 μ, экваториальный диаметр 46—53 μ; бороздки продолговато-овальные, расположены внутри поровой лакуны, устья поперечные, коротко заостренные, выходное отверстие с неровными краями, квадратное; интина двуслойная, еуинтина тонкая, ексинтина также тонкая в области апертур утолщается; экзина около 4 μ толщины (без шипов), многослойная, нэкзина тонкая, мэкзина в несколько раз толще, у краев апертур утолщается, столбиковый слой представлен длинными сильно разветвляющимися стержнями; скульптура ехинолофатная, шипы конусовидные, около 5.5 μ длины, экваториальные ребра отсутствуют; лакун 12: 3 поровые, 6 надпоровых и 3 экваториальные, поровые лакуны открытые, граней не образуют, овальные или продолговатые, 16—18 μ длины, 8—12 μ ширины, в месте соединения с надпоровыми

лакунами сужаются, до 3.5 μ в ширину, образуя просвет проростковой щели, надпоровые лакуны прямоугольно-продолговатые, несколько расширенные у полюсов и сужаются по направлению к поровой лакуне, экваториальные лакуны угловато-округлые, в центре с 5—10-ью буграми, сидящими разбросано; полярные утолщения слабо развиты в виде радиально направленных трех коротких ребер, соединяющих одним концом в центре полюса, другим — с гребнями экваториальных лакун, каждое ребро 2.5—3.5 μ длиной, состоит из 2—3-х бугров; текстура гребней крупнозернистая, мембрана дна лакун гладкая, редко пятнистая.

Исследованные образцы: Cycladium insulae Syros, Naxos et Melos, 10 V 1889.

Общее распространение рода: Греция.

Koelpinia Pall.

Табл. II, *3*, *4*

K. linearis Pall. — пыльцевые зерна трех- реже четырех-сложноапертурные, шаровидные, в очертании с полюса шести- восьмигранные, с экватора округлые, иногда слегка сплюснутые с полюсов, полярная ось (28) 32—33 μ, экваториальный диаметр (29) 32—33 μ; поры овальные, устья поперечные, узко заостренные, выходное отверстие округлое или овальное; интина двуслойная, еуинтина тонкая, ексинтина еще тоньше, едва утолщается в области апертур; экзина около 3 μ толщины (без шипов), многослойная, нэкзина тонкая, мэкзина несколько толще, к краям апертур утолщается, иногда приподнимается, столбиковый слой представлен длинными стержнями, разветвляющимися под шипами, каждый шип расположен над одним коротким столбиком; скульптура ехинолофатная. гребни местами прерываются, шипы треугольные, около 2 μ длины, экваториальные ребра отсутствуют; лакун 15 или 20 : 6—8 надпоровых, 3—4 экваториальные и 6—8 межпоровых, надпоровые лакуны овальные. к экватору несколько суженные, экваториальные лакуны нечетко очерчены, ромбовидно-эллиптические, верхние и нижние боковые грани направлены друг к другу под углом, межпоровые лакуны также нечетко выражены, четырехгранные; полярные утолщения шести- восьмигранные с тремя прямыми короткими сторонами, чередующимися с длинными вогнутыми сторонами, с наибольшим радиусом около 5.5 μ и наименьшим 3.5 μ, бугры с шипами сидят разбросано и образуют фрагменты гребней; текстура гребней и полярных утолщений редко мелкозернистая, мембрана дна лакун гладкая.

Исследованные образцы: Андижанская область., Андижанский р-н, 5 V 1932, Пазий; Азерб. ССР. Апшерон, 27 IV 1939, И. Карягин.

Общее распространение рода: Передняя и Средняя Азия, отчасти в Европе.

Catananche L.

Табл, II, *5*, *6*

C. lutea L. — пыльцевые зерна трех- четырех- сложноапертурные, в очертании с полюса округло-трехлопастные, с экватора округлые, полярная ось (27) 29—36 μ, экваториальный диаметр (27) 33—37 μ; поры продолговато-овальные, устья поперечные, коротко узко-заостренные, выходное отверстие квадратно-прямоугольное; интина двуслойная, еуинтина тонкая, равномерная, ексинтина в области апертур незначительно утолщается; экзина 2—2.5 μ толщины (без шипов), многослойная, нэкзина тонкая, мэкзина вдвое-трое толще, у краев апертур незначительно утолщается, столбиковый слой состоит из длинных стержней, разветвляющихся под шипами, каждый шип расположен над одним, изредка двумя короткими столбиками; скульптура шиповатая, бугры крупные, около 2—2.5 μ в диаметре, с овально-округлым основанием, расставлены на расстоянии 5.5—10 μ друг от друга, отдельные бугры, соединяясь, образуют фрагменты гребней, шипы треугольные, около 2 μ длины; лакун 6, надпоровые, овальные; текстура всей поверхности мелкозернистая, мембрана дна лакун гладкая.

Исследованные образцы: Gondjila, 9 IV 1899.

Общее распространение рода: Средиземноморье, Алжир.

ЛИТЕРАТУРА

Аветисян Е. М. (1964). К палиносистематике некоторых родов трибы *Centaureinae* семейства *Asteraceae*. Тр. Бот. инст. АН Арм. ССР, XIV. — Алешина Л. А. (1962). Критический обзор новейших работ по строению оболочки пыльцевых зерен покрытосеменных растений. Бот. журн., 47, 8. — Куприянова Л. А. (1956). К вопросу о строении оболочки пыльцевых зерен. Бот. журн., 41, 8. — Куприянова Л. А. (1965). Палинология сережкоцветных. — Сладков А. А. (1962). Морфология пыльцы и спор современных растений в СССР. — Флора СССР. (1964). XXIX. — Штэпа И. С. (1961). Морфология пыльцы рода *Cirsium* Mill. и близких родов трибы *Cynareae* (*Compositae*). Тр. Тбилисск. бот.

инст., XXI. — E r d t m a n G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms, 1. — H o f f m a n n O. (1894). Compositae (XIII. 3. *Cichorieae-Cichoriinae*). In: Engler u. Prantl. Natürl. Pflanzenfamilien, IV, 5. — S a a d S. (1961). Pollen morphology in the genus *Sonchus*. Pollen et Spores, 2. — S k v a r l a J. J. a. D. A. L a r s o n. (1965). An Electron Microscopic Study of Pollen Morphology in the *Compositae* with Special Reference to the *Ambrosiinae*. Grana Palynologica, 6, 2. — S k v a r l a J. J. a. B. L. T u r n e r. (1966). Systematic implications from electron microscopic studies of *Compositae* pollen. — a review. Ann. Missouri Bot. Garden, 53, 2. — S t e b b i n s G. (1953). A new classification of the tribe *Cichorieae* fam. *Compositae*. Madroño, 12, 2. — S t i x E. (1960). Pollenmorphologische Untersuchungen an Compositen. Grana Palinologica, 2, 2. — W o d e h o u s e R. (1935). Pollen grains.

Институт ботаники
Академии Наук Азербайджанской ССР,
Баку.

(Получено 23 I 1968).

SUMMARY

The problem is discussed of using the morphological characters of pollen grains for the characterization of the different taxa the tribe *Cichorieae* is subdivided in. It is proposed to distinguish 3 types of pollen in the genera of this tribe according to the location of the apertures with respect to the lacunae, with which they are directly connected. Type I: — apertures are situated inside the pore lacuna; type II: — apertures are situated inside the open pore lacuna; type III: — apertures are situated between the superpore lacunae. Among the 5 subtribes represented in the «Flora URSS» these types are distributed as follows: type I is inherent in the subtribe *Scolyminae*, type II is characteristic of the subtribes *Hypochaerinae* and *Lactucinae*; type III is inherent in the subtribe *Scorzonerinae*, while two types of pollen are found in the subtribe *Cichoriinae*: seven genera out of nine have the pollen of the type II, while 2 genera have the type III pollen. The polymorphism of the pollen in this subtribe is indicative of its complex nature. A detailed morphological description of all the genera belonging to the subtribe *Cichoriinae* (except the genus *Haenseleria* Boiss.) is also given.

УДК 581.116 : 58 : 581.526.53 (571.5)

В. Н. Паутова и Л. Д. Копытова

ТРАНСПИРАЦИЯ РАСТЕНИЙ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ НА БОЛЬШОМ УШКАНЬЕМ ОСТРОВЕ (ОЗ. БАЙКАЛ)

С 5 рисунками

V. N. PAUTOVA AND L. D. KOPYTOVA. TRANSPIRATION OF THE PLANTS IN THE STEPPE COMMUNITIES IN THE BOLJSHOY USHKANIY ISLAND (LAKE BAIKAL)

В северной части оз. Байкал вблизи его восточного побережья расположена группа Ушканьих островов. Самый значительный из них — Большой Ушканий. Максимальная высота его над уровнем воды в озере 216 м, длина 4.5 км, ширина 2.5 км, площадь равна 6.5 км^2. Склоны острова северных экспозиций и террасы у их подножий покрыты лиственничниками; на вершине, а также на южных склонах произрастают сосновые леса. Степи занимают не более 0.6% территории острова, но являются характерным элементом растительности его южной части.

Наблюдения за транспирацией проводились в трех степных сообществах (табл. 1): 1) в разнотравно-полынно-житняковой степи, узкой полосой протянувшейся по склону первой террасы к галечному пляжу; площадка для наблюдений расположена на высоте 3 м над уровнем озера (крутизна склона 30°); почва маломощная, с глубины 15 см начинается слой материнской известковой породы, не затронутый почвообразованием; 2) в разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльной степи, расположенной на том же южном склоне острова, но вблизи его восточной оконечности, где по границе с остепненным сосняком она поднимается от галечного пляжа до вершины острова (в некоторых местах ширина полосы составляет 80—100 м); площадка для наблюдений поднята над уровнем озера на высоту 30 м (крутизна склона приблизительно 45°); верхние горизонты почвы гумусированы и оторфованы, нижние — структурны и скелетны; 3) третье сообщество — разнотравно-полынно-житняковая петрофитная степь, представляет элемент растительности скальных обнажений. Участок, на котором проводились наблюдения, крутизной от 30 до 70°, расположен на высоте 110 м над уровнем воды в озере.

Остановимся кратко на климатических особенностях района работ. Рис. 1 иллюстрирует сезонные изменения количества осадков, температуры и относительной влажности воздуха по данным многолетних наблюдений трех метеостанций: на Б. Ушканьем острове (оз. Байкал), в Борзе (степной район Забайкалья) и в Усть-Орде (степной район Прибайкалья). Как видно, характер выпадения осадков во всех трех сравниваемых пунктах весьма сходен: максимум приходится на три летних месяца — июнь, июль, август. Однако их количество значительно разнится: если на Б. Ушканьем острове в теплый период выпадает 198 мм осадков (сумма за год 254), то на станции Усть-Орда — 252 мм (за год 279). Разница в 54 мм весьма существенна, если принять во внимание недостаточность увлажнения в обоих районах. Средняя годовая температура воздуха на о. Б. Ушканий составляет — 2.0°, тогда как на станции Усть-Орда — 3.3°, а на ст. Борзя — 3.2°; разница между темпера-

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав степных сообществ Большого Ушканьего острова

Вид	Разнотравно-полынно-житняковая степь (покрытие 60—70%)			Разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльная степь (покрытие 60—70%)			Разнотравно-полынно-житняково-петрофитная степь (покрытие 20—30%)		
	обилие	ярус	высота (см)	обилие	ярус	высота (см)	обилие	ярус	высота (см)
Agropyron cristatum (L.) Gaertn.	4	1	40—60	3	1	50—80	2	1	70
Carex pediformis C. A. Mey.	4	2	10—20	2—3	3	10—15	Ед.—1	2	10—20
Artemisia commutata Bess.	3	1—2	10—45	2	2—3	10—35	2	2	10—30
Veronica incana L.	2	2—3	5—20	Ед.	3	10—15	1	2	10—20
Peucedanum baicalense (Redow.) C. Koch	2	1—2	10—40	1	2—3	10—40	Ед.	1—2	10—60
Artemisia sericea Web. ex Stechm.	2	2	10—20	—	—	—	—	—	—
Orostachys spinosa (L.) C. A. Mey.	1	2—3	5—15	1—2	3	15—20	2	2	10—20
Dianthus versicolor Fisch.	Ед.	2	10—18	1—2	3	10—15	—	—	—
Astragalus fruticosus Pall.	Ед.	2	15	—	—	—	—	—	—
A. austrosibiricus Shischk.	—	—	—	1	3	10—15	—	—	—
Poa botryoides Trin.	1	1	35—50	—	—	—	—	—	—
Zerna inermis (Leyss.) Lindl.	1	1	48	—	—	—	—	—	—
Polygala sibirica L.	1	2	35	—	—	—	—	—	—
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	1	1	35—50	—	—	—	1	1	70—80
Silene repens Patr.	Ед.—1	2	10—15	—	—	—	—	—	—
Allium strictum Schrad.	Ед.	2	10—15	—	—	—	—	—	—
A. anisopodium Ledeb.	—	—	—	Ед.—1	3	10—15	—	—	—
Lappula intermedia (Ledeb.) M. Pop.	1	2	10—15	1	2	30—50	Ед.	1—2	20—40
Thalictrum foetidum L.	Ед.	2	10—15	—	—	—	—	—	—
Saxifraga spinulosa Adams	Ед.	2—3	5—10	—	—	—	—	—	—
Stipa capillata L.	—	—	—	3	1	50—80	Ед.	1	60—70
Kochia prostrata (L.) Schrad.	—	—	—	2	2—3	10—30	—	—	—
Alyssum lenense Adams	—	—	—	2	3	5—10	1—2	3	5—10
Artemisia frigida Willd.	—	—	—	1—2	2—3	10—30	—	—	—
Koeleria gracilis Pers.	—	—	—	1—2	2	25—30	—	—	—
Potentilla acaulis L.	—	—	—	1	4	3—5	1	3	5
Iris humilis M. B.	—	—	—	Ед.—1	2	10—20	—	—	—
Scorzonera austriaca Willd.	—	—	—	1	2—3	10—30	Ед.	2	10—15
Crepis tenuifolia Willd.	—	—	—	Ед.	2	25	1—2	2	10—20
Phleum phleoides (L.) Karst.	—	—	—	1—2	2	35	—	—	—

турой самого теплого и самого холодного месяцев в году соответственно равна 5.1, 7.2 и 9.1°. В этом сказывается влияние водных масс оз. Байкал на температуру воздуха побережий — охлаждающее в весенне-летний период (когда основная масса тепла расходуется на таяние льда, а затем на прогрев водной толщи) и отепляющее зимой (когда вода отдает

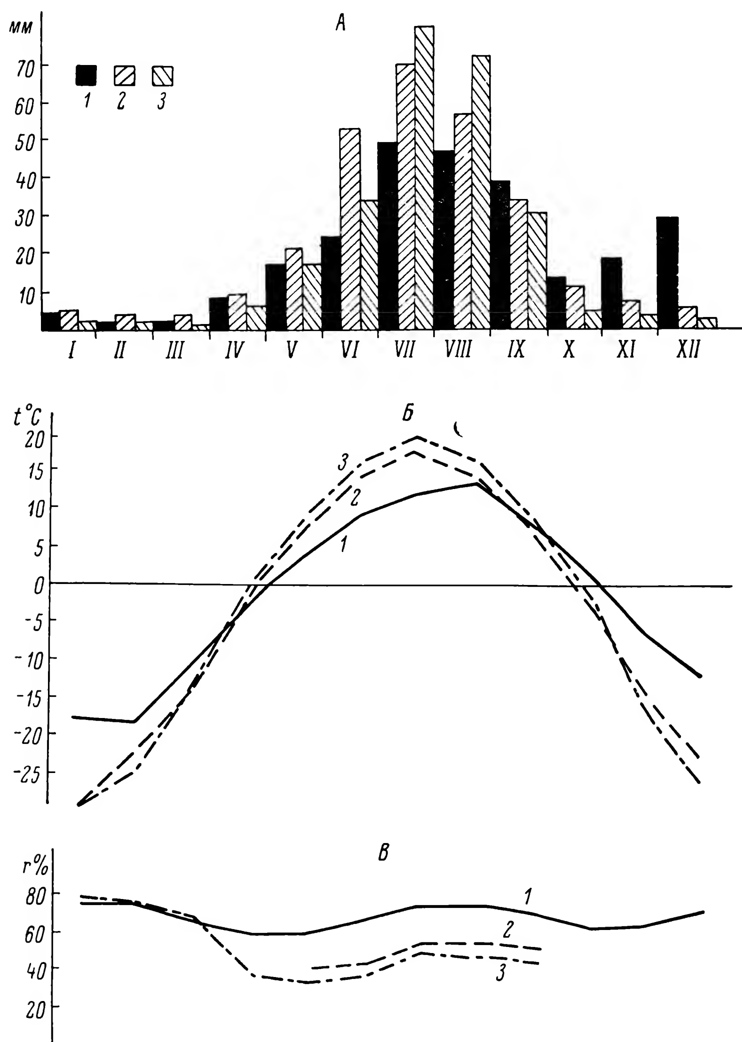


Рис. 1. Сезонные изменения среднемесячной температуры, относительной влажности воздуха и количества осадков (по данным многолетних наблюдений метеостанций на Б. Ушканьем острове, в Усть-Орде и в Борзе).

А — осадки (в мм), *Б* — температура воздуха (в °С), *В* — относительная влажность воздуха (в %); *1* — Б. Ушканий остров, *2* — Усть-Орда, *3* — Борзя.

поглощенное за лето тепло, повышая температуру воздуха побережий озера). Относительная влажность воздуха на побережьях на 20—25% выше.

В числе климатических показателей, имеющих особо важное значение для жизнедеятельности растений, следует отметить большее количество солнечных дней на Байкале и соответственно повышенный приход солнечной радиации. По сведениям В. В. Буфала и Н. П. Ладейщикова (1966), приход прямой солнечной радиации на поверхность озера составляет 60—64 ккал/см^2·год, в то время как в среднем для широты Байкала количество солнечной радиации колеблется от 40 до 50 ккал/см^2·год.

В столь своеобразных климатических условиях, где недостаток почвенного увлажнения сочетается с небольшим для данной широты количеством тепла, повышенным притоком солнечной радиации и высоким содержанием воды в атмосфере, особенно интересно исследование транспирации растений степных сообществ, которые находятся под непосредственным влиянием приземного слоя воздуха.

Изучение этого процесса проводилось под руководством И. Н. Бейдеман (комплексная экспедиция лаборатории ботаники и дендрохронологии Лимнологического института Сибирского отделения АН СССР). В течение 1960—1964 гг. мы изучали транспирацию растений различных жизненных форм.[1] По способу водного питания все они входят в одну группу омброфитов (Бейдеман, 1949, 1962). Наибольшее количество корней этих растений расположено в верхних 15 см почвы (отдельные корни проникают на глубину 60 см), и единственным источником влаги для них являются атмосферные осадки.

Некоторое представление о характере дневных изменений интенсивности транспирации степных растений на Б. Ушканьем острове дают рис. 2 и 3. Как видно, в ходе транспирации на протяжении дня обнаруживаются одно-три снижения с последующими подъемами. При этом амплитуды колебания транспирации тем значительнее, чем выше напряженность факторов воздушной среды и чем больше запас влаги в почве. Об этом свидетельствуют также результаты опыта с затенением и поливом (рис. 3). Для затенения был построен фанерный навес (площадью 2×2 м), опирающийся на две стенки с южной и восточной стороны, чтобы исключить перемещение тени по площадке на протяжении дня. Полив производился ежечасно из расчета 1 литр воды на каждое опытное растение (при этом часть воды стекала вниз по склону).

Амплитуда колебаний транспирации растений разных видов в течение одного дня и на протяжении сезона их вегетации неодинакова. Различие в скорости расхода воды в 1964 г. не превышало 260 мг/г·час в разнотравно-полынно-житняковой степи и 450 мг/г·час в разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльной и разнотравно-полынно-житняково-петрофитной степи. При этом обследованные виды образуют целый спектр с постепенным переходом от вида с максимальной скоростью расхода воды к виду с наименьшей тратой ее.

Абсолютные величины интенсивности транспирации растений в степях, покрывающих низкие байкальские террасы, как видно из табл. 2 и 3, невелики, значительно ниже, чем в степях Забайкалья (табл. 4).

Понижение транспирации растений в степных сообществах на побережьях оз. Байкал в сравнении с растениями тех же видов на материке[2] обязано, по-видимому, более низким температурам и повышенной влажности воздуха в районе Байкала (как следствию контакта воздушных масс с холодным зеркалом вод).

Степень снижения транспирации у растений разных видов неодинакова. *Veronica incana*, *Artemisia commutata*, *Carex pediformis*, относимые А. А. Горшковой к видам с низкой транспирацией, показывают ее незначительное снижение в условиях нашего района; резко понижена скорость расхода воды у *Potentilla acaulis*, *Artemisia frigida*, *Agropyron cristatum*.

В то же время обнаруживается, что на Б. Ушканьем острове в разных местообитаниях растения одного и того же вида расходуют воду с различной скоростью, тем большей, чем выше над уровнем озера расположено сообщество.

Эта тенденция была отмечена уже в 1960—1962 гг., но только в период исследований 1964 г. мы проверили, является ли эта тенденция законо-

---

[1] Транспирация растений определялась методом быстрого взвешивания Л. А. Иванова, А. А. Силиной, Ю. Л. Цельникер (1950) с 8 до 20 часов ежечасно и одновременно у растений всех исследованных видов сообщества.

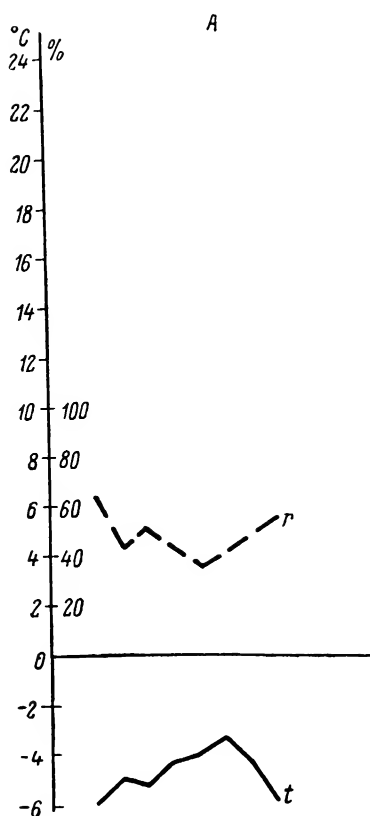
[2] Климатические условия Иркутско-Балаганской лесостепи характеризует рис. 1 (метеостанция Усть-Орда).

ТАБЛИЦА 2

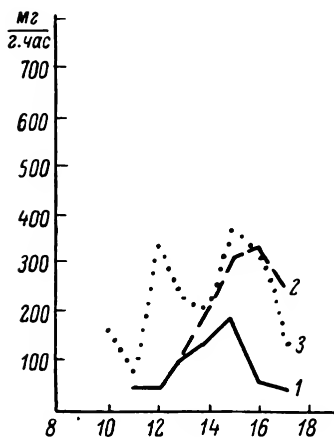
Средняя дневная интенсивность транспирации (мг/г·час) растений разнотравно-полынно-житняковой степи на Большом Ушканьем острове

Вид	Год	Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь			Октябрь		
		1[1]	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Peucedanum baicalense	1960	—	—	—	—	—	—	299	—	154	255	217	202	761	362	—	509	427	—	—	—	—
	1961	—	—	60	177	154	311	—	—	246	212	263	135	166	451	757	525	589	500	379	11	39
	1962	149	238	448	93	246	247	323	363	275	220	274	584	430	369	461	380	180	229	140	—	—
	1964	—	—	—	—	—	—	—	300	156	186	84	543	—	—	205	356	—	—	—	—	—
Veronica incana	1960	—	—	—	—	—	236	314	—	111	258	256	220	462	508	—	536	282	—	—	—	—
	1962	189	73	148	72	157	224	278	280	248	180	263	432	186	193	148	221	92	—	—	—	—
	1964	—	—	—	—	—	—	—	120	97	86	58	290	—	—	112	267	—	—	—	—	—
Astragalus fruticosus	1960	—	—	—	—	—	282	303	—	173	376	299	500	536	571	—	738	632	—	—	—	—
Artemisia commutata	1960	—	—	—	—	—	324	322	—	200	279	263	206	557	434	—	467	335	—	—	—	—
	1961	—	—	—	160	230	308	357	—	241	152	260	80	159	311	687	389	482	271	261	39	87
	1962	116	90	165	66	370	445	297	266	222	220	254	465	411	319	261	280	322	323	172	—	—
	1964	—	—	—	—	—	—	—	194	168	149	221	407	—	—	147	375	—	—	—	—	—
Artemisia sericea	1960	—	—	—	—	—	388	472	—	94	280	187	184	457	384	—	452	334	—	—	—	—
	1962	—	160	219	87	185	162	244	331	254	178	265	464	296	200	—	160	166	124	100	—	—
	1964	—	—	—	—	—	—	—	132	139	151	84	348	—	—	167	265	—	—	—	—	—
Agropyron cristatum	1962	—	—	—	227	—	226	284	276	354	215	216	415	246	313	304	—	280	223	224	—	—
	1964	—	—	—	—	—	—	—	192	147	152	167	414	—	—	233	270	—	—	—	—	—
Calamagrostis epigeios	1964	—	—	—	—	—	—	—	234	205	197	158	431	—	—	275	366	—	—	—	—	—
Carex pediformis	1960	—	—	—	—	—	305	401	—	122	301	322	372	369	754	370	596	386	—	—	—	—
	1961	—	—	56	184	170	354	363	—	225	168	179	107	205	411	504	322	375	253	284	90	121
	1962	109	226	317	135	228	320	339	272	229	184	315	458	301	255	210	336	196	185	67	—	—
	1964	—	—	—	—	—	—	—	160	230	121	136	301	—	—	139	290	—	—	—	—	—

[1] Цифрами 1, 2, 3 обозначены декады месяцев.







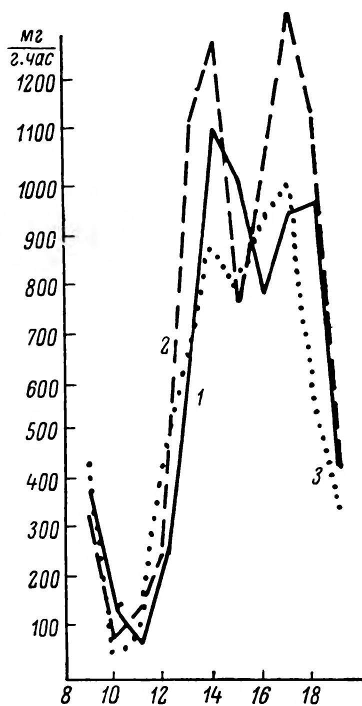


Рис. 2. Дневной ход интенсивности транспирации (в мг/г·час) некоторых растений в разнотравно-полынно-житняковой степи в разные периоды вегетации (в сопоставлении с изменениями температуры и относительной влажности воздуха).

А — 14 IV 1962, *Б* — 23 VII 1962.

ТАБЛИЦА 3

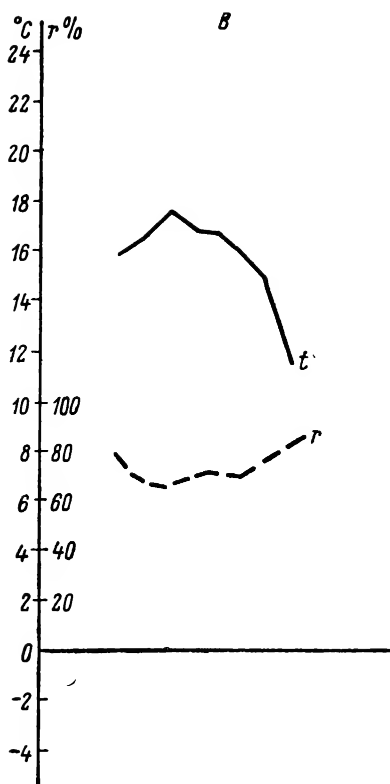
Средняя дневная интенсивность транспирации (мг/г·час.) растений разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльной степи на Большом Ушканьем острове

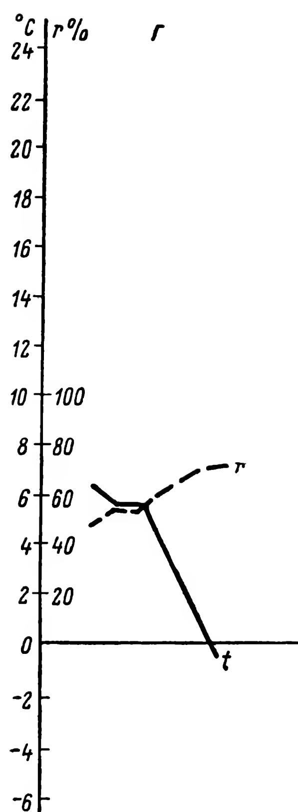
Вид	Год	Апрель			Май			Июнь		Июль			Август			Сентябрь		
		1[1]	2	3	1	2	3	1	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Peucedanum baicalense	1960	—	—	—	—	606	782	706	270	233	434	286	493	217	—	—	342	508
	1961	—	—	—	283	242	308	—	559	263	—	350	534	—	438	531	448	—
	1962	—	140	148	185	303	238	301	633	533	—	645	380	145	363	117	119	124
	1964	—	—	—	—	—	—	—	128	—	115	643	—	—	469	—	—	—
Potentilla acaulis	1960	—	—	—	—	380	438	243	447	196	392	302	301	302	—	—	252	263
	1961	—	—	—	123	197	328	—	438	293	—	146	489	—	438	483	422	—
	1962	57	96	101	172	297	347	410	461	538	—	795	278	445	412	120	103	67
	1964	—	—	—	—	—	—	—	107	—	168	783	—	—	614	—	—	—
Dianthus versicolor	1960	—	—	—	—	209	358	151	332	175	314	272	258	277	—	—	205	238
	1964	—	—	—	—	—	—	—	—	—	110	441	—	—	518	—	—	—
Iris humilis	1960	—	—	—	—	197	515	90	384	192	—	161	Отмирает					
Astragalus austrosibiricus	1960	—	—	—	—	254	385	390	622	216	422	315	566	523	—	—	578	409
Alyssum lenense	1960	—	—	—	—	183	273	192	424	200	280	243	380	224	—	—	220	316
	1964	—	—	—	—	—	—	—	136	—	—	337	—	—	429	—	—	—

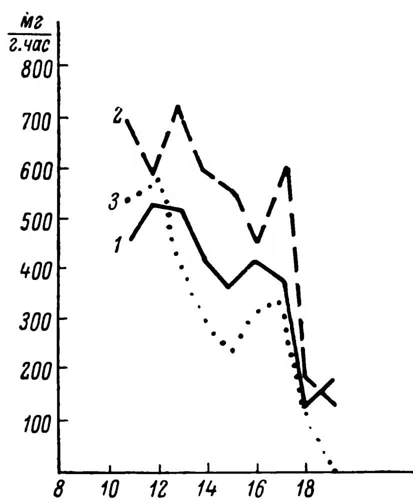
[1] Цифрами 1, 2, 3 обозначены декады месяцев.

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Вид	Год	Апрель			Май			Июнь		Июль			Август			Сентябрь		
		1	2	3	1	2	3	1	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Artemisia commutata	1960	—	—	—	—	274	413	277	374	261	403	339	351	369	—	—	525	385
	1961	—	—	—	129	179	341	—	386	269	—	245	372	—	230	350	263	—
	1962	98	97	96	154	209	414	284	204	354	—	723	316	218	389	119	275	120
	1964	—	—	—	—	—	—	—	108	—	86	486	—	—	405	—	—	—
Artemisia frigida	1960	—	—	—	—	257	301	331	278	265	377	316	424	412	—	—	359	349
	1962	59	131	74	156	169	223	350	498	457	—	591	310	266	399	154	236	155
	1964	—	—	—	—	—	—	—	137	—	113	368	—	—	408	—	—	—
Kochia prostrata	1964	—	—	—	—	—	—	—	136	—	—	336	—	—	414	—	—	—
Agropyron cristatum	1960	—	—	—	—	—	—	—	—	—	452	365	—	—	—	—	312	—
	1962	—	—	—	—	291	483	281	1178	467	—	605	355	263	279	173	148	91
	1964	—	—	—	—	—	—	—	88	—	143	458	—	—	245	—	—	—
Stipa capillata	1964	—	—	—	—	—	—	—	186	—	197	445	—	—	331	—	—	—
Carex pediformis	1960	—	—	—	—	263	400	221	483	210	286	336	360	328	—	—	293	329
	1961	—	—	—	112	339	419	—	311	264	—	277	439	—	291	360	338	—
	1962	—	134	242	315	242	464	404	518	518	—	525	184	240	246	164	127	139
	1964	—	—	—	—	—	—	—	120	—	176	446Б	—	—	525	—	—	—







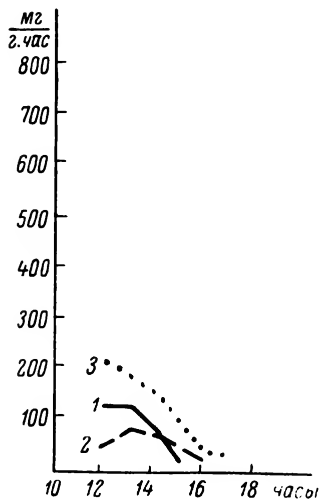


Рис. 2 (*продолжение*).

В — 1 X 1962, *Г* — 25 X 1961; *1* — *Artemisia commutata*, *2* — *Peucedanum baicalense*, *3* — *Carex pediformis*.

мерностью. Если в предыдущие годы одновременные наблюдения (а принцип одновременности наблюдений в данном случае при сравнении обязателен) осуществлялись 1—2 раза в сезон, то в 1964 г. таких исследований проведено 5. Видов, общих для степей, на высоте 3 и 30 м было взято под наблюдение 4 (*Artemisia commutata*, *Peucedanum baicalense*, *Agropyron cristatum*, *Carex pediformis*), на высоте 3 и 110 м — 6 (кроме

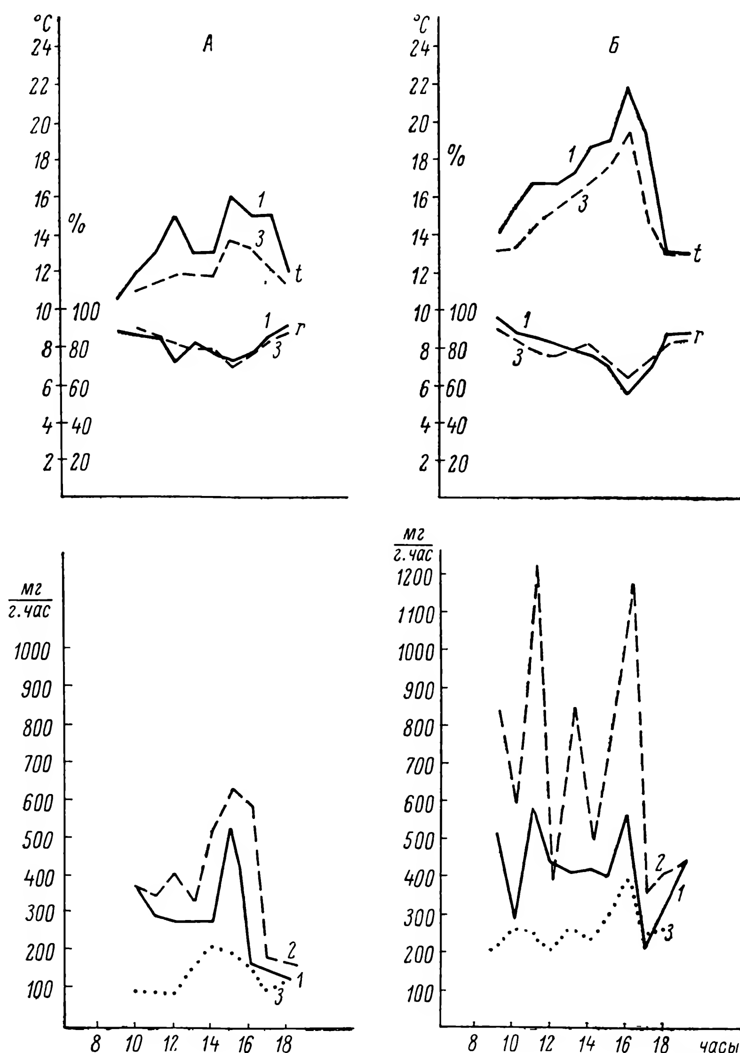


Рис. 3. Дневной ход интенсивности транспирации *Carex pediformis* в разнотравно-полынно-житняковой степи в естественных условиях произрастания (*1*), при поливе (*2*) и при искусственном затенении (*3*) в 1962 г. (в сопоставлении с изменениями температуры и относительной влажности воздуха).

А — 5 VII; *Б* — 20 VII.

перечисленных выше — *Veronica incana*, *Calamagrostis epigeios*), на высоте 30 и 110 м — 7. Всего получены 74 пары цифр, характеризующих среднюю за день интенсивность транспирации растений одних и тех же видов. Из них 85% цифр показали для растений, произрастающих на высотах 3 и 30 м, нарастание транспирации с увеличением высоты местообитания над уровнем воды в озере; на высотах 3 и 110 м в 80% случаев обнаружилось усиление транспирации растений с высотой, а на высотах 30 и 110 м — в 86% случаев. Особенно показательны максимальные за сезон средние дневные величины интенсивности транспирации в 1964 г. (табл. 5).

ТАБЛИЦА 4

Максимальная и минимальная скорость расхода воды растениями некоторых видов в типчаковой степи Иркутско-Балаганского района (по данным Горшковой и Бурковой, 1962) и в степях Большого Ушканьего острова — разнотравно-полынно-житняковой и разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльной (1960—1963 гг.)

Вид	Интенсивность транспирации растений (мг/г · час)	
	Иркутско-Балаганский район	Б. Ушканий остров
Potentilla acaulis	1803—687	795—67
Agropyron cristatum	1647—369	605—91 [1]
Artemisia frigida	1605—134	591—113
Carex pediformis	955—386	754—120
Artemisia commutata	826—256	723—86
Veronica incana	687—195	536—58

ТАБЛИЦА 5

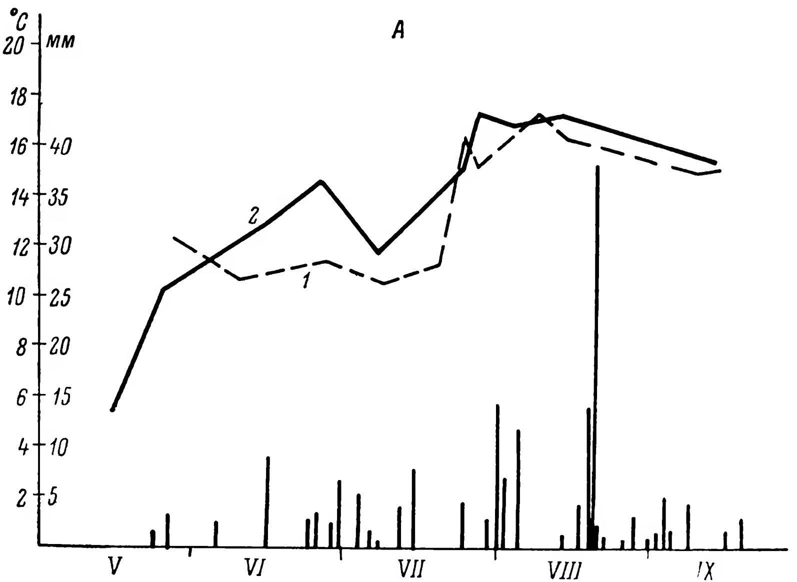
Интенсивность транспирации растений (мг/г·час) в зависимости от высоты их местообитания над уровнем озера (1964 г.)

Вид	Высота		
	110 м	30 м	3 м
Potentilla acaulis	1007	783	—
Peucedanum baicalense	979	643	543
Alyssum lenense	951	429	—
Artemisia commutata	901	486	407
Carex pediformis	807	524	301
Stipa capillata	736	445	—
Veronica incana	712	—	290
Agropyron cristatum	696	458	414
Calamagrostis epigeios	616	—	431

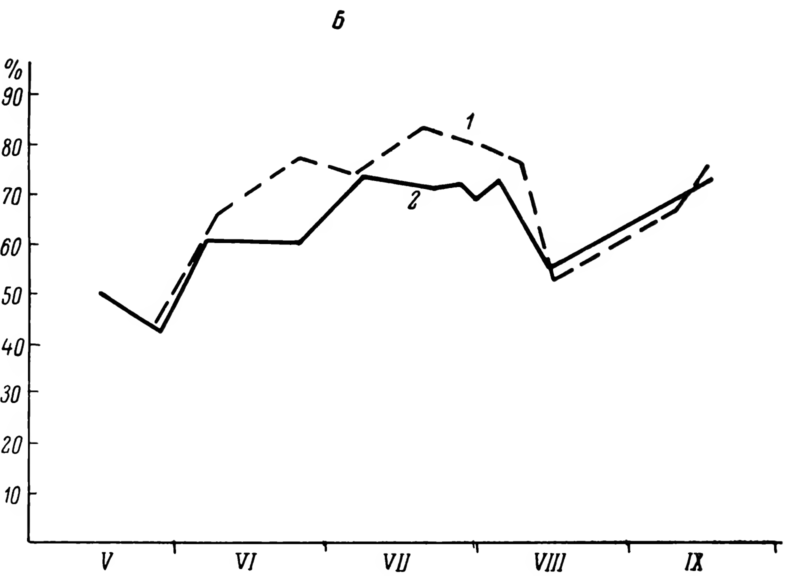
Иными словами, транспирация растений одних и тех же видов увеличивается от разнотравно-полынно-житняковой степи к разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльной и далее к разнотравно-полынно-житняковой петрофитной степи (табл. 6). Этому способствует весь комплекс условий. Так, в 1960 г. температура воздуха на протяжении почти всех дней наблюдений в разнотравно-полынно-житняковой степи оставалась ниже, чем в разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльной, а относительная влажность его — выше (рис. 4). Такое соотношение наиболее часто наблюдалось также в летние периоды 1961, 1962 гг. Известно, что приход солнечной радиации нарастает с увеличением крутизны склона: если 28 июня 1961 г. в разнотравно-полынно-житняковой степи солнечная радиация составляла 0.47 ккал./см^2·мин., то в разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльной степи — 0.69. В то же время влажность хорошо дренируемой почвы первой байкальской террасы, которая находится еще в процессе формирования, очень низка, а в уже сложившихся почвах на более высоких элементах рельефа она колеблется от 5 до 16%.

[1] Транспирация *Agropyron cristatum* в период наблюдений один раз поднялась до 1178 мг за час.

1960

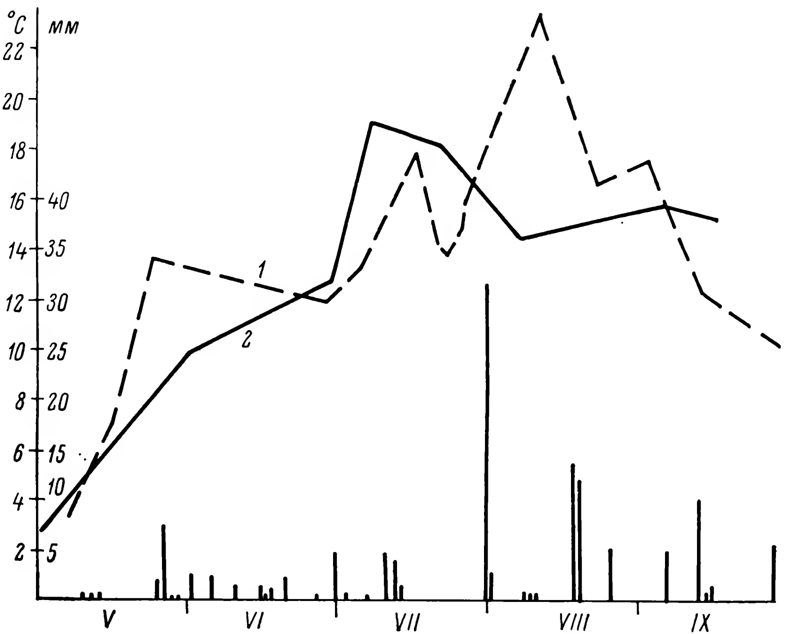


А
°C
мм
20
18
16
14
12
10
8
6
4
2
40
35
30
25
20
15
10
5
1
2
V
VI
VII
VIII
IX

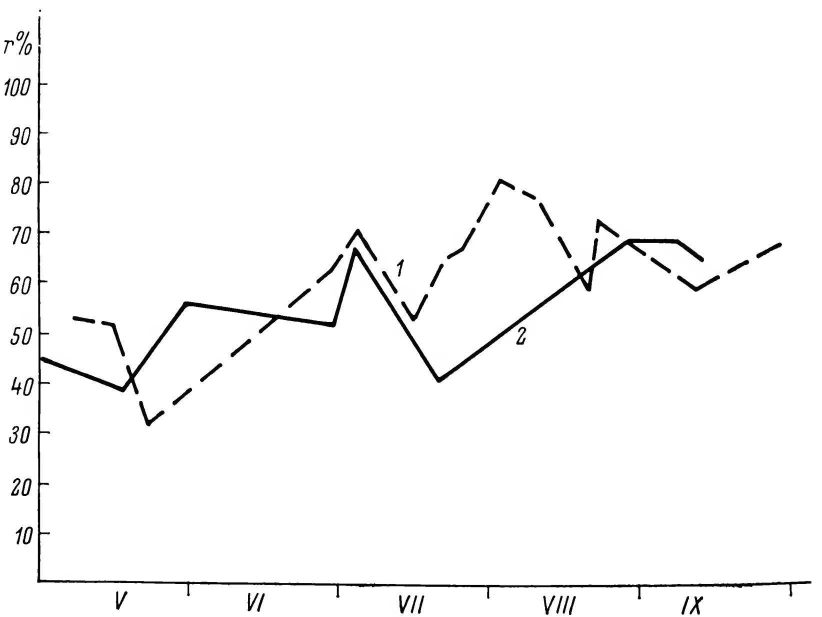


Б
%
90
80
70
60
50
40
30
20
10
1
2
V
VI
VII
VIII
IX

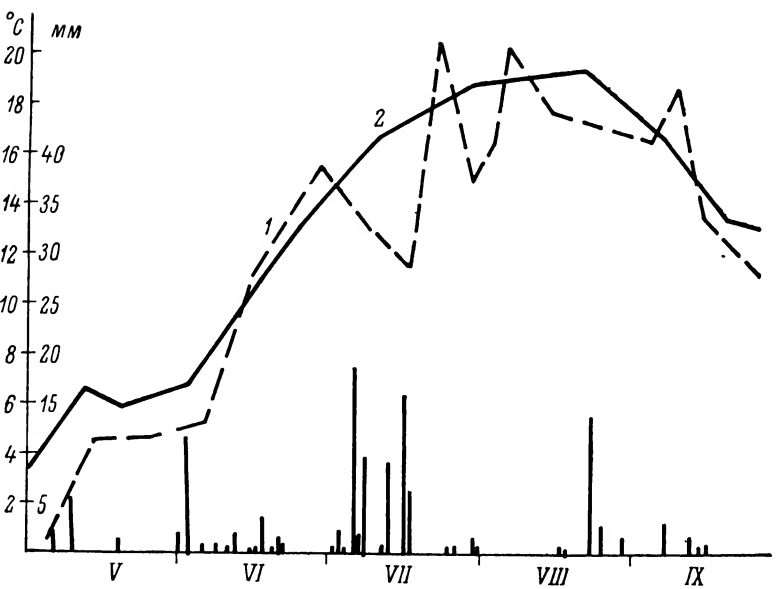
1961



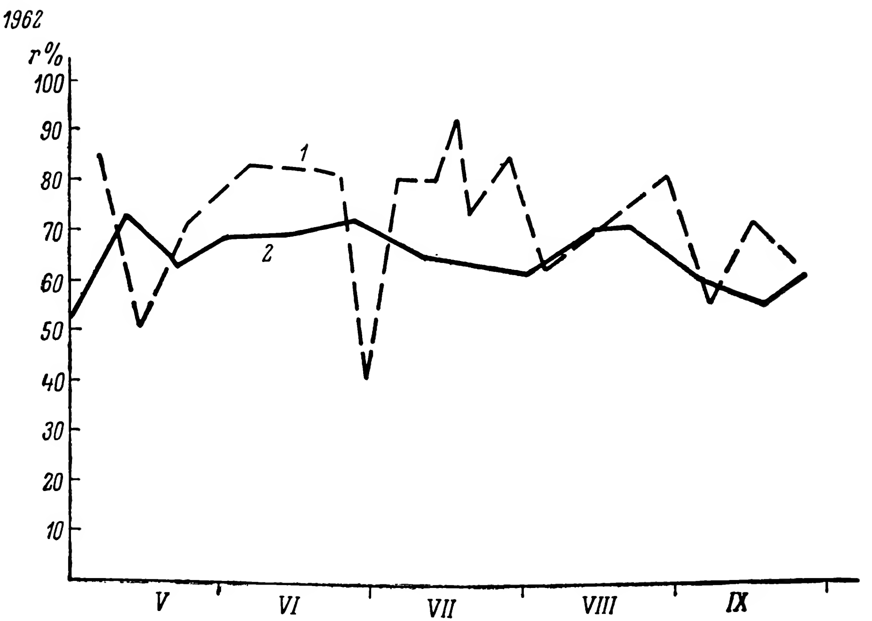
°C
мм
22
20
18
16
14
12
10
8
6
4
2
40
35
30
25
20
15
10
5
1
2
V
VI
VII
VIII
IX



r%
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
1
2
V
VI
VII
VIII
IX


°C
мм
20
18
16
14
12
10
8
6
4
2
40
35
30
25
20
15
5
1
2
V
VI
VII
VIII
IX

1962


r %
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
1
2
V
VI
VII
VIII
IX

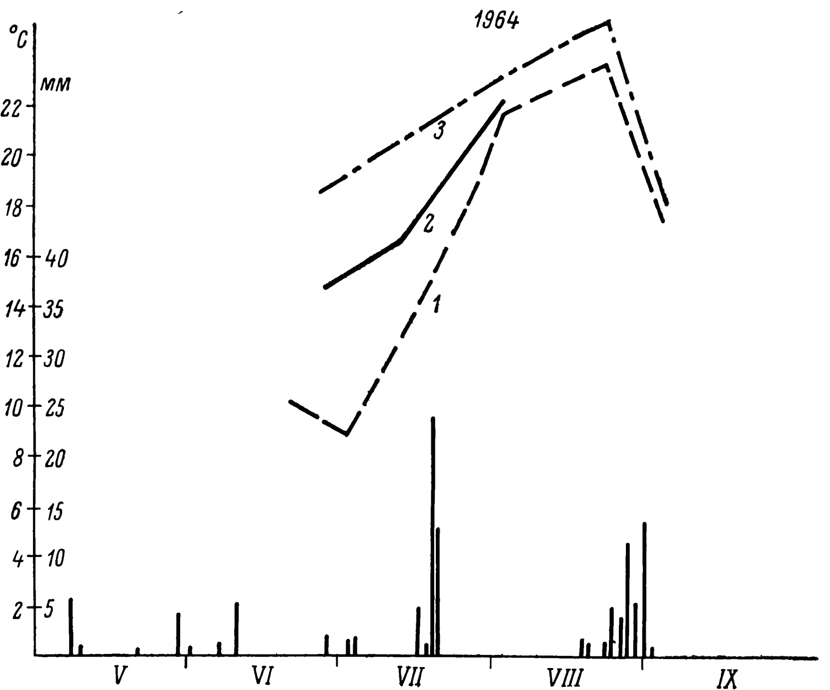


Рис. 4. Средняя температура и относительная влажность воздуха на высоте 10 см над уровнем почвы в дни наблюдений за транспирацией растений в разных типах степей на Б. Ушканьем острове.

А — температура воздуха (в °С), и осадки (*вертикальные линии*); *Б* — относительная влажность воздуха (в %); *1* — в разнотравно-полынно-житняковой степи, *2* — в разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльной степи, *3* — в разнотравно-полынно-житняково-петрофитной степи.

ТАБЛИЦА 6

Средняя дневная интенсивность транспирации (мг/г·час) растений разнотравно-полынно-житняково-петрофитной степи на Большом Ушканьем острове

Вид	Год	Июнь		Июль			Август		
		1[1]	3	1	2	3	1	2	3
Peucedanum baicalense	1964	—	275	—	234	979	—	—	409
Potentilla acaulis . . .	1963	106	1073	1349	1152	844	556	932	—
» »	1964	—	134	—	187	969	—	—	389
Veronica incana	1964	—	149	—	108	712	—	—	87
Alyssum lenense . . .	1963	128	656	660	1013	1086	464	520	—
» »	1964	—	—	—	132	951	—	—	399
Artemisia commutata	1963	147	1073	1349	1582	994	328	437	—
» »	1964	—	144	—	194	907	—	—	213
Saxifraga spinulosa . .	1964	147	350	478	431	509	244	368	—
Calamagrostis epigeios .	1964	—	164	—	185	616	—	—	454
Agropyron cristatum . .	1963	145	573	1156	880	830	324	555	—
» »	1964	—	170	—	146	696	—	—	301
Stipa capillata	1964	—	—	—	150	736	—	—	314
Carex pediformis . . .	1963	154	672	593	764	724	897	578	—

Такое же увеличение транспирации наблюдалось нами и в пределах одного типа степей — в разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльной степи. Постоянная площадка для наблюдений находилась на высоте 30 м. Для сравнения в 1960 г. несколько наблюдений было проведено на площадке, расположенной по склону выше — на уровне 50 м. Некоторые результаты наблюдений приводятся ниже (табл. 7).

ТАБЛИЦА 7

Интенсивность транспирации растений (мг/г·час) в зависимости от высоты местообитания над уровнем озера (разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльная степь)

Дата	*Artemisia frigida*		*Peucedanum baicalense*		*Carex pediformis*		*Alyssum lenense*		Температура воздуха (в °С)	
	30 м	50 м	30 м	50 м	30 м	50 м	30 м	50 м	30 м	50 м
4 VIII	424	544	493	531	360	361	258	417	16.8	18.0
15 VIII	412	513	217	326	328	397	277	446	16.4	17.1
17 IX	359	568	342	320	293	477	205	308	14.6	15.7

Как видно, в наименее благоприятных условиях находятся сообщества, покрывающие первую береговую террасу, и в наиболее благоприятных — на высоких террасах. Охлаждающее в летний период влияние озера особенно сильно отражается на жизнедеятельности растений в прибрежной полосе суши.

Характер сезонных изменений транспирации растений в условиях различных степей одинаков. Скорость расхода воды в апреле—мае и в сентябре—октябре определяется в основном изменениями температуры воздуха. При этом наши наблюдения ранней весной (апрель) и поздней осенью (октябрь) показали интересную закономерность в соотношении величин транспирации растений одних и тех же видов в эти периоды вегетации, а именно: весной при низких (порою отрицательных) температурах воздуха интенсивность транспирации растений выше, нежели осенью при более высокой температуре (табл. 8).

[1] Цифрами 1, 2, 3 обозначены декады месяцев.

ТАБЛИЦА 8

Средние за день величины интенсивности транспирации растений в апреле 1962 г. и октябре 1961 г.

Вид	8 IV	23 IV	25 IV	5 X	14 X	24 X
	средняя за день температура воздуха (в °C)					
	0.4	−5.1	6.0	14.0	7.8	10.9
	средняя за день относительная влажность (%)					
	93	49	48	75	62	55
	средняя за день интенсивность транспирации (мг/г · час)					
Peucedanum baicalense . .	149	238	448	379	11	39
Carex pediformis	109	226	317	284	116	121
Artemisia commutata . . .	116	90	165	261	39	87

В летний сезон изменения транспирации связаны в основном с колебаниями влажности почвы, т. е. осадками. Чаще всего в сезонном ходе транспирации отмечается два пика: первый в мае—июне и второй — в августе—сентябре, а при раннем выпадении летних осадков — в июле—августе (Паутова, 1968).

Такой же характер имеют и сезонные изменения содержания воды в листьях растений (рис. 5), причем, чем выше по склону произрастает растение, тем больше воды содержится в его тканях. По данным А. А. Горшковой и В. М. Бурковой (1962), в настоящей типчаковой степи содержание воды у *Carex pediformis* колеблется от 65 до 75% и у *Potentilla acaulis* — от 59 до 72%, в то время как в разнотравно-житняково-ковыльной степи на о. Б. Ушканьем в листьях растений первого вида оно изменяется от 47 до 65%, а у второго — от 48 до 72%.

ТАБЛИЦА 9

Расход воды растениями на транспирацию и максимальный запас листьев в степных сообществах Большого Ушканьего острова (1964 г.)

Степь	Название вида	Листовая масса в ц/га (август)	Расход воды в мм (июнь—август)
Разнотравно-полынно-житняковая	*Peucedanum baicalense* . . .	4.5	3.5
	Artemisia commutata	2.4	2.8
	Agropyron cristatum	1.9	1.9
	Artemisia sericea	1.8	1.2
	Carex pediformis	0.9	0.5
	Veronica incana	0.2	0.2
	Итого	11.7	10.1
Разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльная	*Kochia prostrata*	4.5	7.1
	Artemisia frigida	4.0	5.7
	Alissum lenense	2.1	2.7
	Agropyron cristatum	1.2	2.4
	Carex pediformis	0.6	1.0
	Stipa capillata	0.2	0.8
	Potentilla acaulis	0.1	0.8
	Artemisia commutata	0.04	0.6
	Итого	12.74	21.1
Разнотравно-полынно-житняково-петрофитная	*Artemisia commutata*	9.9	6.7
	Potentilla acaulis	0.5	0.7
	Agropyron cristatum	0.4	0.4
	Veronica incana	0.2	0.4
	Carex pediformis	0.2	0.2
	Итого	11.2	8.4

Таким образом, интенсивность транспирации и содержание воды в листьях растений изменяются синхронно как в течение вегетации, так и в зависимости от условий разных местообитаний. Эти изменения вызываются, вероятно, одними и теми же факторами среды, а именно температурой и дефицитом насыщения воздуха водяными парами, а также запасом воды в почве.

Продуцируемую степными сообществами листовую массу и расход воды рассмотрим на примере наблюдений 1964 г. Как показали исследования, запас листовой массы в изученных фитоценозах невелик, а максимум ее приходится на август (табл. 9).

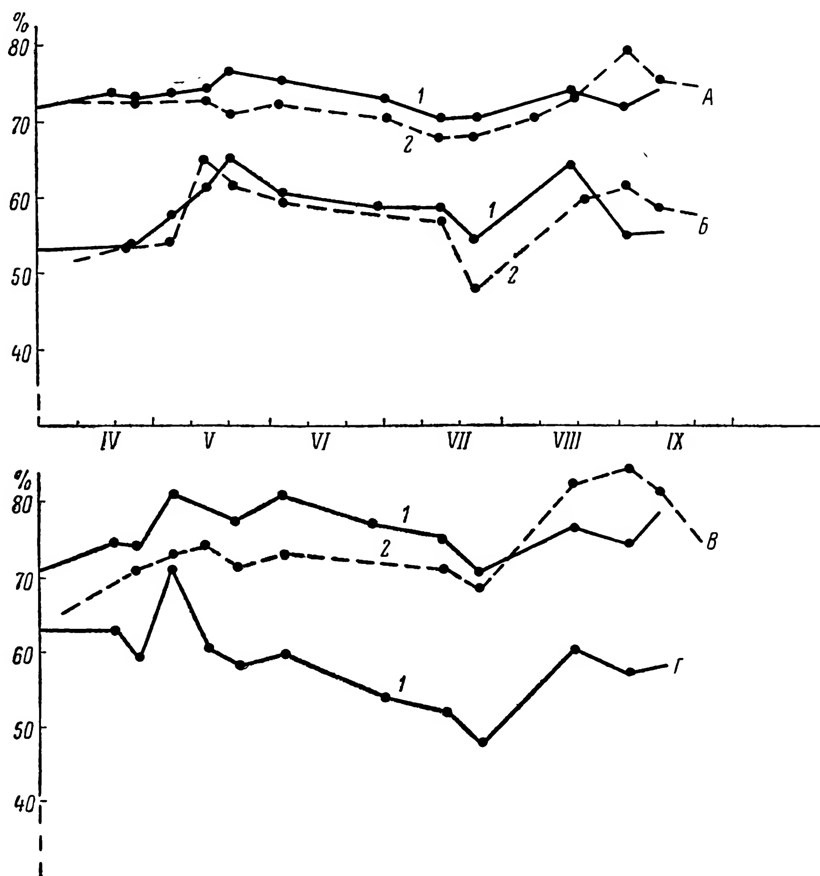


Рис. 5. Сезонные изменения содержания воды (в %) в листьях растений некоторых видов в степных сообществах Б. Ушканьего острова (1961 г.).

А — *Peucedanum baicalense*, *Б* — *Carex pediformis*, *В* — *Artemisia commutata*, *Г* — *Potentilla acaulis*; *1* — разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльная степь, *2* — разнотравно-полынно-житняковая степь.

Из приведенных в табл. 9 цифр видно, что в августе листовая масса во всех сообществах была очень сходной. Однако в июне мы наблюдали значительную разницу: 6.3 ц/га в разнотравно-полынно-житняковой степи, 4.8 — в разнотравно-холоднополынно-житняково-ковыльной и 3.5 — в разнотравно-полынно-житняковой петрофитной степи. Такое различие, по-видимому, объясняется неодинаковой скоростью нарастания листьев у видов, доминирующих в каждом сообществе.

Как показывает табл. 9, расход воды на транспирацию растениями степных участков о. Б. Ушканьего также невысок.

Наибольшее количество воды расходует травяной покров всех сообществ в июле и августе, в зависимости от времени выпадения летних осадков.

Заключение

Интенсивность транспирации растений степных сообществ на Б. Ушканьем острове невысока, значительно меньше, чем у тех же видов в степях Прибайкалья. Причина этого — охлаждающее влияние оз. Байкал, с особой отчетливостью выявляющееся в прибрежной полосе суши.

Чем выше над уровнем озера расположено сообщество, тем с большей скоростью расходуется вода растениями. Это связано с увеличением температуры воздуха и дефицита его насыщения, а в нашем случае также с повышением притока солнечной радиации и с возрастанием запаса воды в почве.

В дневном ходе транспирации растений наблюдается одно-два снижения с последующими подъемами. В сезонном ходе ее обычны два подъема; первый из них наблюдается весной и связан с повышением температуры при более или менее достаточном запасе воды в почве, а второй — с летними осадками после периода засухи при постоянно высокой температуре воздуха.

Различные виды растений расходуют воду с неодинаковой скоростью. Наиболее выражена разница между ними в периоды подъема транспирации.

Запас листовой массы растений исследованных сообществ острова невелик, что при невысокой интенсивности транспирации обусловливает низкий расход воды, не превышающий 21 мм за июнь, июль, август. При среднем за год количестве осадков на острове, равном 254 мм, эта цифра свидетельствует о незначительной роли расхода воды степными сообществами в общем водном балансе территории.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. (1949). Расход воды на транспирацию и испарение почвой в условиях Мугано-Сальянского массива. Тр. Азерб. н.-и. инст. гидролог. и мелиорац., 1. — Бейдеман И. Н. (1962). Транспирация растений в Кура-Араксинской низменности при различном увлажнении и засолении почв. В сб.: И. Н. Бейдеман, З. Г. Беспалова, А. Г. Рахманина. Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья. — Буфал В. В., Н. П. Ладейщиков. (1966). Показатели нормальной эквивалентно-эффективной температуры на юге Восточной Сибири. В сб.: Климат озера Байкал и Прибайкалья. Тр. Лимнологич. инст., X (XXX). — Горшкова А. А., В. М. Буркова. (1962). Интенсивность транспирации травянистых растений Средней Сибири. Тр. Восточно-Сибирск. ФАН СССР, 35. — Иванов Л. А., А. А. Силина и Ю. Л. Цельникер. (1950). О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. Бот. журн., 35, 2. — Паутова В. Н. (1968). Сезонный ход интенсивности транспирации растений степных сообществ Большого Ушканьего острова оз. Байкал. Изв. СО АН СССР сер. биол.-мед. наук, 2, 10.

Лимнологический институт
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
пос. Лиственничное
Иркутской области.

(Получено 12 VI 1967).

SUMMARY

The data on the intensity of transpiration of steppe plants in the Boljshoy Ushkaniy Island obtained during the period from 1960 to 1964 by means of the «method of short-term sections» are discussed. The intensity of water expenditure in plants belonging to steppe communities on the shores of Lake Baikal was observed to be very low, particularly in communities situated near the lake brim. The rate of transpiration was observed to increase with the increasing altitude above the lake level. The low rate of transpiration and the poor reserve of the foliar mass result in a slight water expenditure by steppe plants.

The seasonal variations of transpiration are characterized by two peaks, in spring and in summer. The depression between these peaks is associated with the usual period of drought in the first half of the summer. Usually two impulses are observed during the diurnal course of transpiration.

УДК 575 : 575.41 : 575.2 : 633.16

М. Г. Гафизов

СОСТАВ ПОПУЛЯЦИЙ ДИКИХ И КУЛЬТУРНЫХ ЯЧМЕНЕЙ В НЕОБЫЧНЫХ УСЛОВИЯХ

С 4 рисунками

M. G. GAFIZOV. THE COMPOSITION OF POPULATIONS OF WILD AND CULTIVATED *HORDEUM* SPP. UNDER UNUSUAL ENVIRONMENTAL CONDITIONS

Учение о популяциях относится к таким разделам биологии, которые пока еще не укладываются в рамки одной дисциплины. Исследования статики и динамики популяций приобретают все большее значение в теории эволюции, экологии, фитоценологии, систематике, генетике, теории селекции.

Необходимость исследований структуры популяций общепризнана (Синская, 1939, 1948, 1961; Дубинин, 1966; Завадский, 1968, и др.). Местная популяция является наименьшей единицей существования, воспроизведения и эволюции вида.

Все изученные до сих пор популяции растений оказывались более или менее дифференцированными (Clausen и др., 1940, 1945, 1948; Синская, 1948, 1961, 1963; Завадский, 1957, 1961, и др.). Е. Н. Синская (1938 и др.) установила существование экоэлементов. Работами Завадского и его сотрудников (Завадский, 1957; Савин, 1957, 1959; Ростова, 1960, 1965, и др.) с популяциями кок-сагыза, одуванчика обыкновенного, мари белой, дикой приморской свеклы, сортовых популяций ржи, мягкой пшеницы, столовой свеклы, моркови и некоторых других растений показано существование в популяциях морфобиологических групп. Установлено, что даже самая выравненная отбором мономорфная популяция (например, чистолинейные сорта пшеницы) представляет собой одну морфобиологическую группу только в нормальных для нее условиях и что при изменении сроков посева, его густоты, длины дня и других условий проявляется ранее скрытая ее неоднородность (Ломагин, 1957; Агаев, 1958; Гафизов, 1967).

Исследование микроэволюции может осуществляться различными путями. Одним из перспективных, но пока мало разработанных способов является сравнительное изучение состава модельных популяций диких и культурных растений. Для выявления происхождения культурных растений от диких предков может быть полезно сравнительное экспериментальное экологическое изучение диких, полукультурных и культурных (сортовых) популяций одного вида или близких видов одного рода.

Известно, что при введении дикорастущих видов в культуру состав их популяций значительно изменяется (Вавилов, 1926, 1927, 1929а, б, 1935, 1940; Синская, 1948, 1964; Купцов, 1955, 1957, 1962, 1965, и др.). Однако эколого-фенотипические закономерности этих изменений до сих пор мало изучены даже у хлебных злаков.

Цель нашей работы заключалась в сравнительном экспериментальном экологическом изучении состава модельных популяций диких и культурных ячменей, характеристике их морфобиологических групп и их воспроизводимости в потомстве.

Модельные популяции диких и культурных ячменей подобраны нами с учетом их филогенетического родства. При этом мы исходили из предположения, что, сравнивая состав ряда популяций — дикого ячменя, полукультурного (местного ячменя) и селекционного сорта, можно установить некоторые общие закономерности преобразования популяций.

Нами изучались следующие виды и разновидности ячменей:

1) *Hordeum leporinum* Link, образец из Нахичеванской АССР, репродукция подзимнего посева 1962 года. Семена получены из Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства (ВИР).

2) *H. spontaneum* C. Koch emend. Bacht., предполагаемый предок культурного ячменя. Любезно предложенные нам Ф. Х. Бахтеевым семена этого образца были собраны им 25 мая 1960 г. в естественных условиях произрастания в 20—25 км от Гаудана (Туркменская ССР).

3) *H. spontaneum* C. Koch emend. Bacht. — «мезетлинская» [1] популяция. Семена этого образца были собраны сотрудницей ВИРа Т. Н. Ульяновой в 1962 году в горах Мезетли (высота над ур. м. 1400 м) в Кара-Калинском районе Туркменской ССР; семена один раз высевались под зиму на Ташкентской опытной станции ВИРа. Ульянова отмечает высокий процент всхожести семян данного образца. Следовательно, использованные нами семена полностью представляют состав природной популяции.

Природные популяции *H. spontaneum* характеризуются высоким полиморфизмом. Ряд авторов (Бахтеев и Даревская, 1962; Бахтеев, 1962, 1964; Ульянова, 1963; Кобылянский, 1964, и др.) отмечают многообразие форм в популяциях *H. spontaneum* по окраске колоса, высоте растений, ритму развития и другим признакам. Бахтеев пишет: «Популяции *H. spontaneum* состоят не только из индивидов с двурядным колосом, как это было принято считать со времени его описания К. Кохом сто с лишним лет назад, а наряду с ними существуют и особи с шестирядным колосом» (1964 : 663). Однако экспериментальное изучение состава популяций *H. spontaneum* еще не проводилось.

4) Местный ячмень К-7870 — коллекции ВИРа, из Азербайджанской ССР, репродукция из г. Ташкента.

5) Сорт Винер — один из широко распространенных селекционных сортов ярового ячменя относится к var. *nutans*. Семенной материал получен с Волосовского участка сортоиспытания Ленинградской области, урожай 1963 г.

Посевы и развитие модельных популяций происходили на дифференцирующих фонах: при необычных сроках посева, в условиях редких посевов, на коротком дне, после частичной яровизации семян и т. д.

Экспериментальная работа проводилась на опытном участке Биологического научно-исследовательского института Ленинградского университета в Старом Петергофе. В течение вегетационного периода мы вели учет различных признаков каждого растения. Учитывались следующие показатели: появление всходов и другие фазы развития растения в определенные сроки, наличие или отсутствие антоциана и опушения, форма куста; после уборки учитывались высота стебля, длина колоса, количество колосков, энергия кущения, количество узлов главного побега и т. д. Результаты анализов подвергались биометрической обработке.

Морфобиологические группы в популяциях ячменей устанавливались путем выявления связи ритма развития феногрупп с различными качественными и количественными морфологическими признаками.

Здесь рассматриваются некоторые результаты опытов 1964—1965 гг. Мы остановимся более подробно на анализе популяций *Hordeum spontaneum* и сорта Винер, так как они подвергались более детальному изучению.

По ритму развития более полиморфными оказались популяции диких ячменей (табл. 1).

---

[1] В опытах использовались образцы двух популяций *H. spontaneum*. Мы даем им условные названия по месту сбора семян: «гауданская» и «мезетлинская» популяции.

ТАБЛИЦА 1

Состав популяций разных видов и разновидностей ячменя к концу опыта (7 IX—1964 г.)

Популяция	n	Состав по фенофазам (%)			
		кущение	выход в трубку	колошение	созревание
Hordeum leporinum Link	95	61.0	15.0	—	24.0
Гауданская (вид *H. spontaneum*) . .	185	16.6	8.1	24.6	51.2
Мезетлинская (вид *H. spontaneum*)	180	21.3	7.2	19.5	53.0
Местный сорт № 7870 коллекции ВИРа, var. *pallidum*+var. *nigrum*	138	26.0	53.0	12.3	8.7
Сорт Винер, var. *nutans*	157	—	—	—	100

Из табл. 1 видно, что гауданская и мезетлинская популяции *H. spontaneum* распадаются на две группы: яровую (51.2% и 53% соответственно) и полуозимо-озимую (48.8% и 47%). Колошение растений яровой части обеих популяций растянутое: обнаружены четыре феногруппы у каждой из них (рис. 1 и 2). Разница между феногруппами по продолжительности периода «всходы — колошение» высоко достоверна ($t_{diff.}$ между I и II феногруппами —13.7; между II и III — 13.1; между III и IV — 7.27).

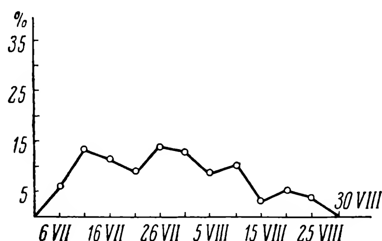


Рис. 1. Кривая колошения яровой части гауданской популяции *Hordeum spontaneum* C. Koch (посев 5 V 1964 г.).

По оси ординат — количество особей, выколосившихся к данному сроку в процентах от числа особей, выколосившихся в течение всего сезона.

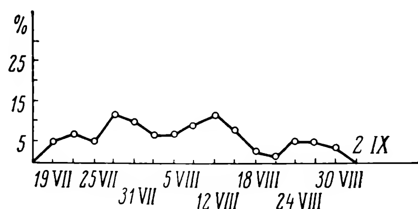


Рис. 2. Кривая колошения яровой части мезетлинской популяции *Hordeum spontaneum* C. Koch (посев 5 V 1964 г.).

Обозначения те же, что на рис. 1.

Растения полуозимо-озимой группы до поздней осени остаются в фазе кущения, а зимой погибают, т. е. выпадают из популяции, не оставляя потомства.

Сорт Винер — яровой, сильно выравненный в оптимальных условиях. Кривая колошения этого сорта одновершинная (рис. 3). Основная масса растений (86%) выколосилась в течение 6 дней. Однако в дифференцирующих условиях выращивания и у этого сорта обнаруживаются различные по ритму развития группы растений. Так, при июльском посеве 1964 года растения сорта «Винер» дали трехвершинную кривую колошения (рис. 4); часть растений не выколосилась, колошение было растянутым, за 12 дней выколосилось 67% растений. Эти группы отличаются друг от друга по ритму развития и связанным с ним некоторым качественным и количественным признакам (форма куста, длина колоса и др.). Разница между феногруппами по ритму развития высоко достоверна ($t_{diff.}$ между I и II феногруппами — 26.7; между II и III — 15.6). Продолжительность колошения сортовой популяции Винер — 5—32 дня, в зависимости от условий выращивания (у *H. spontaneum* — около 55 дней). Размах изменчивости (C %) числа дней от появления всходов до колошения в пределах гауданской популяции *H. spontaneum* — 20.5%, а у сорта Винер — от 5.6 до 12.88% (в зависимости от условий).

Разнообразие по количественным признакам у диких ячменей также больше, чем у культурных (табл. 2 и 3): высота стебля, длина колоса, энергия кущения, количество узлов на главном стебле более изменчивы у диких ячменей, чем у сорта Винер, выращенного в оптимальных условиях.

В дифференцирующих условиях размах изменчивости (C %) некоторых признаков сорта Винер увеличивается (табл. 3). Например, C % длины колоса в условиях короткого, 10 часового дня (с 12 VI) — 20.3. В пределах каждой популяции одни признаки менее изменчивы, чем другие.

Обнаружено, что такие признаки, как наличие антоциана, опушение, форма куста, в одних феногруппах более выражены, чем в других. Например, антоциан в гауданской популяции *H. spontaneum* обнаруживается только у растений, вышедших в трубку и продолжающих развитие, опушенные растения в потомстве феногрупп гауданской популяции составляют: во II феногруппе — 37.5%, в IV группе — 100%.

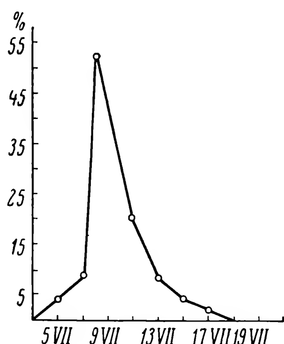


Рис. 3. Кривая колошения ячменя сорта Винер, выращенного в оптимальных условиях (посев 5 V 1964 г.).

Обозначения те же, что на рис. 1.

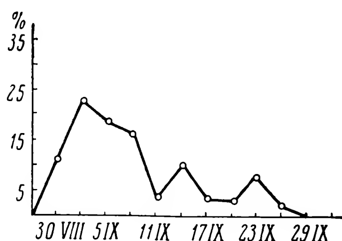


Рис. 4. Кривая колошения ячменя сорта Винер при июльском сроке посева (посев 7 VII 1964 г.).

Обозначения те же, что на рис. 1.

У растений мезетлинской популяции *H. spontaneum* опушение и антоциан не обнаружены. Кроме того, гауданская и мезетлинская популяции достоверно отличаются друг от друга по средним арифметическим величинам и размаху изменчивости длины колоса, числа колосков в главном колосе, числа продуктивных колосков главного колоса, по продолжительности периода «всходы — колошение». Исходя из этих данных мы считаем, что образцы, обозначаемые нами как мезетлинская и гауданская популяции действительно относятся к различным популяциям *H. spontaneum*. Однако, по некоторым признакам (высота стебля, энергия кущения, продуктивная кустистость) между ними нет достоверной разницы.

В опытах 1965 года получены данные, сходные с вышеизложенными. Изучалась также воспроизводимость в потомстве свойств выделенных феногрупп. Как видно из табл. 4, отбор здесь действует, но эффективность однократного массового отбора мала. Подобный результат получен и для феногрупп мезетлинской популяции. Это свидетельствует о высокой гетерозиготности феногрупп данных популяций.

При оптимальном сроке посева различия между феногруппами сорта Винер по ритму развития в потомстве сглаживаются, а при июльском посеве (дифференцирующий фон) эти различия сохраняются.

Приведенный фактический материал показывает, что при выращивании в необычных условиях (весенний посев в новом географическом районе), модельные популяции диких ячменей оказались полиморфными по ряду признаков. Кроме того, в составе популяций произошли существенные изменения. К концу вегетационного периода популяции *H. spontaneum* распадались на две части: 1) яровую (растения выколосились,

ТАБЛИЦА 2

Изменчивость признаков дикорастущих ячменей (1964 г.)

Признак	*Hordeum spontaneum* C. Koch				*Hordeum leporinum* Link	
	гауданская популяция		мезетлинская популяция			
	$M+m_m$	$C+m_c$	$M+m_m$	$C+m_c$	$M+m_m$	$C+m_c$
Высота стебля	64.2±1.72	21.8±1.88	63.8±2.06	20.7±2.31	41.84±2.05	25.22±3.56
Длина колоса	9.29±0.28	21.2±2.42	7.51±0.20	16.13±1.9	7.0±0.24	16.4±2.41
Количество колосков главного колоса	22.6±0.86	23.1±2.64	18.7±0.55	18.43±2.2	32.35±1.29	19.1±2.81
Количество продуктивных колосков главного колоса	19.5±0.84	25.9±3.13	16.21±0.6	20.61±2.63	—	—
Общее количество побегов в кусте	11.9±0.85	66.5±5.0	14.0±0.95	58.94±4.8	20.0±2.25	56.3±7.9
Количество продуктивных побегов	5.32±0.41	65.4±5.18	5.08±0.51	72.3±7.18	5.68±0.73	64.7±9.1
Число дней от появления всходов до колошения	67.5±2.22	20.5±2.2	80.6±2.2	14.64±1.8	86.5±3.35	13.41±2.74

Примечание. Высота стебля и длина колоса в сантиметрах.

ТАБЛИЦА 3

Коэффициент изменчивости (С%) признаков у сорта Винер на различных дифференцирующих фонах (1964 г.)

Признак	Посев [1] 5 V	Посев 2 VI	Посев 2 VI 10-часовой день с 12 VI	Посев 2 VI 10-часовой день с 22 VI	Посев 2 VI	Посев 4 VII	Посев 7 VII
					площадь питания одного растения		
					10 см × 30 см	17 см × 30 см	
Высота стебля	12.56±0.68	22.1±1.27	19.16±1.58	9.11±0.84	23.56±1.63	15.0±0.04	14.5±0.64
Длина колоса	12.11±0.71	16.4±1.13	20.3±1.77	17.6±1.96	15.04±1.32	12.9±0.92	12.47±0.57
Общее количество колосков главного колоса	9.86±0.58	11.53±0.8	17.13±1.47	15.04±1.78	12.71±1.06	5.81±0.43	9.32±0.47
Количество продуктивных колосков главного колоса	10.98±0.6	13.7±1.0	22.45±1.8	18.26±1.74	14.7±1.1	7.38±0.45	8.16±0.4
Общее количество побегов	53.02±2.9	52.63±3.04	66.25±5.38	71.71±6.53	55.48±3.86	60.2±4.2	56.88±2.33
Количество продуктивных побегов	45.4±2.48	52.73±2.81	73.2±6.1	85.8±8.84	71.2±5.2	64.78±4.47	53.47±2.36
Число дней от появления всходов до колошения	5.8±0.33	11.54±0.66	8.4±0.7	5.86±0.54	6.4±0.45	11.35±0.78	12.88±0.56

[1] Во всех случаях за исключением 5-й и 6-й граф, площадь питания одного растения 5×5 см.

ТАБЛИЦА 4

Состав по фенофазам (в %) потомства феногрупп гауданской популяции *Hordeum spontaneum* к концу вегетационного сезона (10 X 1965 г.)

Феногруппа	Кущение	Выход в трубку — стеблевание	Колошение	Созревание
I	10.4	17.87	11.79	59.75
II	49.8	23.95	15.0	11.0
III	66.6	14.8	12.3	6.2
IV	90.9	9.1	—	—

образовали семена и созрели); 2) полуозимо-озимую (растения были в фазе кущения, выхода в трубку, трубкования и начала колошения).

Будучи оставлены на зиму, растения полуозимо-озимой группы погибали от вымокания, выпревания и из-за низкой морозостойкости. Следовательно, часть популяции (в наших опытах почти половина) выпадает, т. е. состав популяции обедняется. То же самое происходит и с потомством яровой части, в котором происходит расщепление на яровые и озимые формы.

Таким образом, вновь возникает проблема эволюции популяций посредством обеднения состава, поставленная в начале века и не вполне решенная до сих пор. Идея эволюции популяций путем их упрощения, обеднения состава берет начало от английского генетика В. Бэтсона. Его эволюционные взгляды были теснейшим образом связаны с гипотезой «присутствия-отсутствия», предложенной им для объяснения явлений доминантности.

Н. И. Вавилов неоднократно указывал на существенные изменения, происходящие при расселении культурных растений. Это расселение сопровождается убыванием доминантов и выщеплением рецессивных форм в направлении от центров происхождения к периферии ареала (Вавилов, 1926, 1927а, б, 1935, 1940). Вавилов (1927 : 774) писал: «Так мы приходим с иной стороны к мысли, выдвинутой нашим учителем В. Бэтсоном, о том, что процесс эволюции надо рассматривать как процесс упрощения, развертывания сложного клубка первоначальных генов».

Ныне ясно, что основа учения Вавилова о центрах происхождения и многообразия растительных форм, базировалась на достоверном материале, и не была связана с идеями Бэтсона об эволюции, как процессе обеднения генотипов путем выпадения доминантных генов. Однако, и Бэтсон, и Вавилов знали об исследованиях, проведенных еще в конце XIX в. и показывающих, что приспособительную эволюцию можно толковать как отбор особей из потенциально возможного многообразия форм. Например, из множеств гибридных комбинаций ячменей в культуре сохранилось только две-три формы, остальные оказались неприспособленными (Rimpau, 1891, цит.: Завадский, 1968).

Мысли об эволюции, как процессе «расщепления более сложных морфофизиологических комбинаций на более простые мы находим у В. И. Талиева (1915 и др.; см. также Лебедев, 1965). Д. В. Лебедев (1965) дает правильную оценку представлениям Талиева и Вавилова об «эволюционном расщеплении» и «обособлении» морфобиологических особенностей и генов. Он указывает, что эта концепция не имеет ничего общего с учением о прогрессирующем обеднении и упрощении, о регрессе живой природы.

Сложный вопрос об эволюционных изменениях в составе популяций далеко не разрешен. В этом плане интересны работы А. И. Купцова (1946, 1948, 1955, 1957, 1962, 1965), являющиеся, по существу, зачатками теории окультуривания. Изменение под влиянием отбора исходного ге-

нетического состава диких популяций в культуре является, по Купцову, первым шагом их доместикации. Этот автор изучал изменения состава диких популяций при введении их в культуру, исследовал закономерности этих изменений. Приведенные нами данные вполне согласуются с результатами его исследований.

Действительно, при введении в культуру диких популяций в их составе происходят существенные изменения; идет разложение исходных популяций на внутрипопуляционные группы, некоторые из этих групп (форм) элиминируются как неприспособленные к данным условиям, другие внутрипопуляционные группы (или одна группа) сохраняются и в дальнейшем служат основой будущей измененной популяции. Иногда создаются условия для «генетико-автоматических процессов» изменения состава популяции (Дубинин, 1966).

Изменения состава диких популяций при введении их в культуру являются результатом совместного действия естественного и искуственного отбора в новых специфических условиях. Мы называем их условиями временного усиления фенотипического выражения генотипического многообразия. Эти условия приводят к выпадению из состава популяции неприспособленных фенотипов. Однако, обеднение состава популяции — это временное явление, так как, одновременно идет обратный процесс — обогащение вновь образовавшейся популяции новыми наследственными изменениями (мутациями) и их комбинациями. Мутации часто остаются в рецессивном состоянии, образуя «мобилизационный резерв» наследственной изменчивости (Шмальгаузен, 1946, и др.). Здесь наблюдается, с одной стороны, естественное обеднение состава популяции, а с другой — естественное наследственное обогащение его. Результатом этих процессов является образование новой структуры популяции, соответствующей новым условиям среды.

Любой сорт, полученный методом многократного индивидуального отбора (приводящего к обеднению его состава), вследствие естественного мутационного процесса и гибридизации со временем становится популяцией со сложным составом.

Когда мы сможем контролировать процессы, регулирующие состав популяций, вводимых в культуру, многие вопросы селекции и интродукции будут решены быстро и с большим эффектом.

Выводы

1. Все изученные нами популяции ячменей изменчивы по ритму развития и морфологическим признакам. В различных условиях выращивания коэффициенты изменчивости их признаков варьируют.
2. Популяции диких ячменей более изменчивы, а их состав богаче, чем у культурного сорта Винер.
3. В популяциях дикого ячменя *Hordeum spontaneum* C. Koch выявлены феногруппы, характеризующиеся и некоторыми различиями по морфологическим признакам.
4. Мономорфный в обычных условиях селекционный сорт Винер в дифференцирующих условиях проявляет многообразие форм.
5. При введении в культуру состав диких популяций значительно изменяется. Эти изменения по-видимому происходят в результате противоположных процессов обеднения и обогащения, ведущих к образованию новой структуры популяции.
6. Путем отбора на дифференцирующих фонах можно добиться глубоких изменений состава популяций в нужную сторону.

ЛИТЕРАТУРА

Агаев М. Г. (1958). Морфобиологическая неоднородность внутри сортов хлебных злаков. Диссерт. ЛГУ. — Бахтеев Ф. Х. (1962). Впервые найденный дикий шестирядный ячмень. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол., 5. — Бахтеев Ф. Х. (1964). Современное состояние проблемы происхождения ячменя. Изв. АН СССР, сер.

биол., 5. — Бахтеев Ф. Х. и Е. М. Даревская. (1962). *Hordeum laguncuIiforme* Bacht. и *H. spontaneum* C. Koch из Туркменской ССР. Бот. журн., 47, 2. — Вавилов Н. И. (1926). Центры происхождения культурных растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 16, 2. — Вавилов Н. И. (1927). Географические закономерности в распределении генов культурных растений. Природа, 10. — Вавилов Н. И. (1929а). Географическая локализация генов пшениц на земном шаре. ДАН СССР, сер. А, 11. — Вавилов Н. И. (1929б). Проблема происхождения культурных растений в современном понимании. Природа, 5. — Вавилов Н. И. (1935). Научные основы селекции пшеницы. — Вавилов Н. И. (1940). Учение о происхождении культурных растений после Дарвина. Сов. наука, 2. — Гафизов М. Г. (1967). К изучению дифференциации популяций диких и культурных ячменей. Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Тезисы. — Дубинин Н. П. (1966). Эволюция популяций и радиация. — Завадский К. М. (1957). Дифференциация вида у высших растений. Вестн. ЛГУ, 21. — Завадский К. М. (1961). Учение о виде. — Завадский К. М. (1968). Вид и видообразование. — Кобылянский В. Д. (1964). Дикие виды ячменя. Диссерт. ВИР. Л. — Купцов А. И. (1946). Проблема формообразования в растительном мире. Сов. агрономия, 2. — Купцов А. И. (1948). Изменение корреляций у растений при отборе. ДАН СССР, LXI, 3. — Купцов А. И. (1955). Переход диких и сорных растений в культуру. Природа, 12. — Купцов А. И. (1957). Асимметрия кривых изменчивости у диких растений в культуре. ДАН СССР, 116, 4. — Купцов А. И. (1962). Динамика изменения популяций диких растений в культуре. В кн.: Проблемы внутривидовых отношений организмов. Томск. унив. — Купцов А. И. (1965). Динамика естественного отбора при переходе в культуру диких растений. Генетика, 5. — Лебедев Д. В. (1965). Из истории некоторых идей отечественной генетики (Н. И. Вавилов и В. И. Талиев). Бот. журн., 50, 5. — Ломагин А. Г. (1957). Внутрисортовая изменчивость озимых злаков. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21. — Ростова Н. С. (1960). О природе так называемого «озимого биотипа» кок-сагыза. Тр. Петергофск. биол. инст., 18. — Ростова Н. С. (1965). Структура популяций кок-сагыза. Вестн. ЛГУ, 15. — Савин В. Н. (1957). Характеристика морфо-биологических групп мари белой. Вестн. ЛГУ, 21. — Савин В. Н. (1959). Сравнительное изучение состава популяций некоторых видов перекрестноопыляющихся растений. Автореф. дисс. ЛГУ. — Синская Е. Н. (1938). Учение об экотипах в свете филогенеза высших растений. Усп. совр. биол., IX, 1. — Синская Е. Н. (1939). Проблема популяций у высших растений. Усп. совр. биол., X, 3. — Синская Е. Н. (1948). Динамика вида. — Синская Е. Н. (1961). Современное состояние вопроса о популяциях высших растений. В сб.: Проблема популяций у высших растений, 1. — Синская Е. Н. (1963). Проблема популяций у высших растений, II. — Синская Е. Н. (1964). Об общих закономерностях эколого-географической изменчивости состава популяций дикорастущих и культурных растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 36, 2.— Талиев В. И. (1915). Опыт исследования видообразования в живой природе, 1. Тр. Общ. испыт. природы при Харьковск. унив., 48, 2. — Ульянова Т. Н. (1963). Биология эфемеров Юго-Западного Копет-Дага в естественных условиях и в культуре на поливе (виды сем. *Leguminosae* и *Gramineae*). Дисс. ВИР. — Шмальгаузен И. И. (1946). Факторы эволюции. — Clausen J., D. Keck and W. M. Hiesey. (1940). Experimental Studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on Western-North American plants. — Clausen J., D. Keck and W. M. Hiesey. (1945). Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autoploidy with examples from the Madinae. — Clausen J., D. Keck and W. M. Hiesey. (1948). Experimental studies on the nature of species. III. Enviromental responses of climatis races of *Achillea*.

Нежинский педагогический институт. (Получено 20 III 1968).

SUMMARY

The variability in characters of various species and sorts of wild and cultivated barley has been compared; two local populations of wild barley, *Hordeum spontaneum* C. Koch and *H. leporinum* Link are more polymorphus than the population of cultivated barley (sort K-7870, Viner). At the same time in differentiated conditions the spring sort of barley Viner is polymorphous reaching the level of a population.

УДК 001.2 : 631.175 : 581.524.44 (65)

Ю. М. Мирошниченко

ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В АЛЖИРЕ (ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ФИТОЦЕНОЗОВ ВЫСОКИХ ПЛАТО)

С 1 рисунком

U. M. MIROSHNICHENKO. GEOBOTANICAL INVESTIGATIONS IN ALGIERS

С сентября 1967 г. по декабрь 1968 г. группа советских геоботаников под руководством Л. Е. Родина проводила геоботанические исследования на возвышенной равнине (называемой Высокие плато), расположенной между двумя горными цепями — Телль-Атласом и Сахарским Атласом.

В меньшем объеме геоботанические исследования были осуществлены и в основных фитоценозах горных цепей Телль-Атласа и Сахарского Атласа, а также в северной Сахаре.

Геоботанические и почвенные описания, сбор гербария, образцов растений и почв для химического анализа в пустынях Сахары проводились по маршруту через следующие оазисы: Лагуат, Гардая, Эль-Голеа, Уаргла, Туггурт, Эль-Уэд, Бискра (см. рисунок).

Основной район обследований расположен на Высоких плато на высоте 800—1000 м над ур. м.; встречающиеся небольшие горные цепи возвышаются над равниной на 100—500 м. Обследованный массив на севере примыкает к горной цепи Телль-Атласа, на юге — к горной цепи Сахарского Атласа. Количество осадков, по средним многолетним данным в центральной части этого массива, не превышает 300 мм; выпадают они в основном в конце осени, зимой и весной. Лето очень сухое и жаркое с температурой днем 30—38°. Осадки летом, если они бывают, выпадают в виде ливней. Зима — дождливая и прохладная, с температурой днем +10, +15°.

В задачу Алжирской экспедиции входило геоботаническое обследование на площади около 800 000 га, составление геоботанической и пастбищной карт, определение урожайности растительных сообществ и установление запасов кормов на всей изучавшейся территории, разработка рациональных способов использования пастбищ с целью повышения их продуктивности.

Геоботаническое картирование массива проводилось Л. Е. Родиным, Б. В. Виноградовым и Г. С. Каленовым. Одновременно с геоботаническими описаниями проводился учет числа особей доминантных видов на пробных площадках в выделенных контурах, измерения диаметров крон и оснований, высоты растений; определялась их жизненность и урожайность. Почвенные исследования выполнялись Л. Е. Родиным, а затем и А. И. Твердоступом. Родин собрал и большой гербарий — 5000 листов. В. П. Бочанцев занимался детальным изучением флоры и сбором гербария на Высоких плато и окружающих горных массивах. Им собрано свыше 8000 листов гербария. Н. Н. Пельтом выяснялись в пределах изучавшихся пастбищ их экономические и частично зоотехнические особенности. Т. Г. Соловьева выполняла химические анализы растений.

Автор статьи занимался изучением месячной и сезонной динамики урожайности надземной растительной массы фитоценозов Высоких плато, их биологической продуктивности в надземной и подземной частях и ряда других вопросов. Далее будет идти речь о тех работах, которые выполнялись только автором.

Исследования динамики роста и развития растений и продуктивности фитоценозов проводились во всех основных растительных сообществах Высоких плато: в фитоценозах с доминированием южносредиземноморских злаков — крупноплотнодерновинного *Stipa tenacissima* Loefl. и

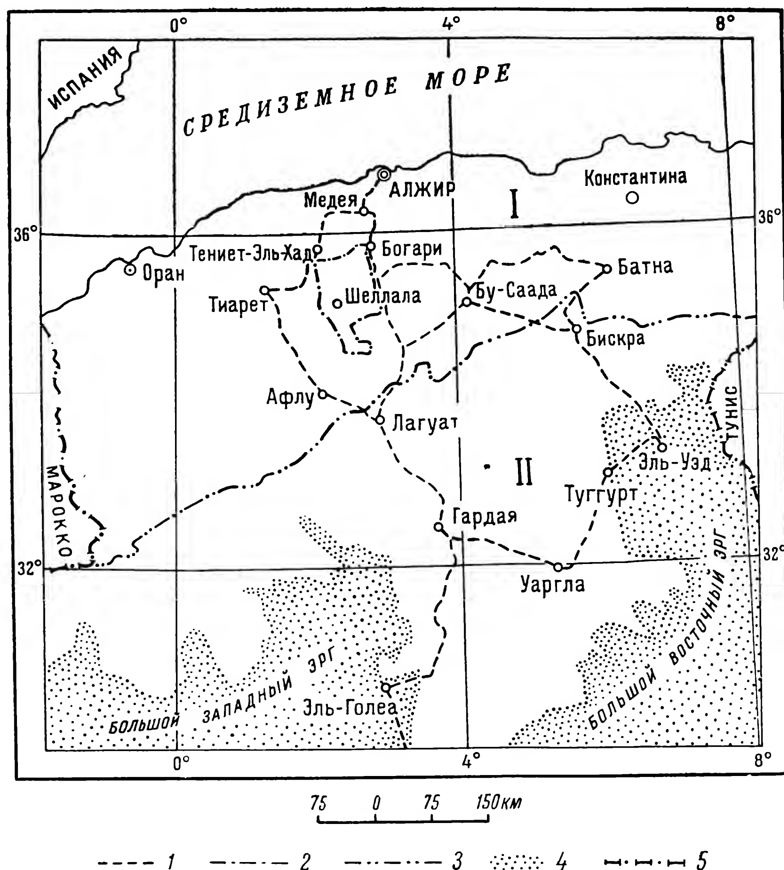


Схема геоботанических обследований и маршрутов в Алжире.

1 — маршруты Ю. М. Мирошниченко; *2* — граница сплошного геоботанического обследования на Высоких плато; *3* — южная граница Сахарского Атласа; *4* — песчаные массивы; *5* — государственные границы. *I* — Атласская область; *II* — Сахара.

корневищного *Lygeum spartum* Loefl., в фитоценозах средиземноморско-сахаросиндского полукустарничка *Artemisia herba-alba* Asso, а также в фитоценозах с доминированием полукустарничковых солянок *Suaeda fruticosa* (L.) Forsk., *S. pruinosa* Lange, *Anabasis oropediorum* Maire, *Atriplex halimus* L., *A. glauca* L., *Salsola tetrandra* Forsk., *S. vermiculata* L., *Noaea mucronata* (Forsk.) Aschers. et Schweinf. и др.

Для определения урожайности растительных сообществ, установления запасов кормов, разработки рациональных способов использования пастбищ с целью повышения их продуктивности были проведены круглогодичные исследования по динамике продуктивности всех основных типов пастбищ, занимающих наибольшие площади на территории Высоких плато.

Изучение продуктивности фитоценозов проводилось одновременно как на пастбищах, подверженных воздействию выпаса при существующей

системе использования, так и на участках пастбищ, изолированных от выпаса оградой.

Для выявления потенциальной продуктивности фитоценозов было огорожено 12 стационарных экспериментальных участков площадью от 3 до 30 га, общей площадью 126 га. На всех участках регулярно проводились фенологические наблюдения.

На экспериментальных участках закладывались постоянные укосные площадки шириной от 0.5 до 2 м и длиной от 2 до 20 м в зависимости от характера распределения растений в различных сообществах. Каждое отчуждение растительной массы длилось 2—3 дня в одном фитоценозе. Внутри площадок все учтенные особи отмечались номерованным пикетом (колышком). У каждой такой особи измерялись диаметры крон и оснований, высота вегетативных и генеративных побегов, определялась жизненность растений. После этого побеги срезались или отрывались и разбирались по фракциям (например, у злаков — листья, зеленые побеги вегетативные и генеративные, а также ветошь). Каждая из этих фракций взвешивалась и этикетировалась.

Укосы некосимых и нестравливаемых растений на охраняемых экспериментальных участках проводились примерно 1 раз в месяц, а в период интенсивного отрастания эфемеров и многолетников — до трех раз в месяц. На каждом участке ежемесячно при очередном определении урожая мы срезали от 800 до 1750 растений. Всего при первом отчуждении были срезаны и взвешены по фракциям около 40 000 особей всех изучавшихся доминантных видов. Кроме того, в отаве было сделано еще около 200 000 отчуждений.

Эфемеры и многолетнее разнотравье в каждой площадке срезались отдельно по видам и затем взвешивались. Общий запас растительной массы фитоценоза складывался из урожая доминантов (многолетних злаков или полукустарничков), эфемеров и многолетнего разнотравья. Урожайность в каждой ассоциации определялась как среднее из данных об урожае на нескольких участках этой ассоциации.

Отчуждение растительной массы проводилось в разных вариантах на разной высоте (побеги *Stipa tenacissima* срезались у поверхности почвы и на высоте 5, 10 и 15 см, у *Lygeum spartum* — на высоте 2 и 4 см и т. д.) и разными способами (скашиванием, отрыванием, выдергиванием). Отрывание зеленых побегов (текущего прироста) проводилось у полукустарничков. Выдергивание зеленых побегов применяется местным населением при заготовке *Stipa tenacissima* для промышленности с целью изготовления бумаги и для ремесленных поделок (циновки, корзины, коврики и т. д.). Изучалось и влияние выжигания дерновин *S. tenacissima* на последующее отрастание побегов.

Введением в опыт таких вариантов, как выдергивание зеленых побегов и выжигание *S. tenacissima* (применяемые населением с древних времен), решалась задача сравнить влияние разных способов отчуждения на последующее отрастание новых побегов, т. е. на образование отавы.

По мере отрастания побегов после первого отчуждения проводились наблюдения за их ростом и развитием у каждой особи. В зависимости от варианта опыта скашивание отавы проводилось через 10, 20 и 30 дней и далее через 2, 3, 4 и 5 месяцев после первого отчуждения, а также с разными интервалами между первым и вторым скашиванием отавы, вторым и третьим и т. д. Каждый раз определялся вес отчужденной массы.

Таким образом, отава изучалась на тех же самых особях, у которых побеги ранее были отчуждены скашиванием на разной высоте, выдергиванием или выжиганием. В результате в конце эксперимента можно было установить способность всех изучавшихся особей данного вида к образованию отавы, ее количество, высоту вегетативных и генеративных побегов в отаве, образование генеративных побегов в отаве в зависимости от размеров и жизненного состояния каждого экземпляра растения до его срезания.

Проведенные исследования дали возможность: а) выявить сезонную динамику продуктивности надземной растительной массы доминантных видов и сообществ, запас кормов по отдельным месяцам; б) выяснить способность растений разных видов образовывать отаву после первого отчуждения, а также в зависимости от сроков первого отчуждения, от сроков и количества последующих отчуждений отавы, от числа дней или месяцев отрастания отавы; в) выяснить условия рационального использования одного и того же участка под пастбища в течение сезона (сроки отчуждений, их интенсивность и т. д.); г) выявить оптимальные сроки использования пастбищ, при которых можно получить наибольшую продукцию растительной массы.

Параллельно с выявлением продуктивности фитоценозов и отавности растений на экспериментальных участках проводилось изучение урожая, численности растений, размеров крон и оснований, жизненности особей и других показателей в аналогичных сообществах на обследуемой территории вне охраняемых участков.

Осуществлялись работы по определению минимальных размеров укосных площадок и их оптимальной формы (квадраты или трансекты разной ширины и длины), выяснялась необходимая повторность — количество пробных площадок для учета числа растений и продуктивности в сообществах одной ассоциации.

Для выявления приуроченности отдельных видов растений к разным экологическим условиям было заложено несколько экологических профилей методом линейного трансекта, длиной до 500—1500 м. По профилю измерялись диаметры крон и оснований и высота всех встречавшихся растений и т. д. Для выяснения характера распределения растений на территории Высоких плато было заложено несколько профилей от Телль-Атласа до Сахары.

В сообществах на экспериментальных участках в течение всего года определялось содержание воды в различных частях растений. Регулярно измерялись температура и влажность воздуха, температура и влажность почвы в зоне распространения основной массы корней.

На всех экспериментальных участках регулярно проводились фенологические наблюдения за всеми видами растений (около 300), встречавшимися на этих участках. Регулярно в течение года собирался фенологический гербарий. Всего мною собрано свыше 8000 гербарных листов.

Собрано много данных по кормовой характеристике 600 видов растений путем личных наблюдений и опросов более чем 300 местных пастухов. Для каждого вида растений выяснялись сезоны его использования на пастбищах, поедаемость различными видами скота, ядовитость или вредность. Записывались арабские названия растений.

Собирались также сведения о растениях, используемых в народной медицине, о способах приготовления снадобий и их употреблении.

Почти во всех сообществах, распространенных на Высоких плато, определялся запас фитомассы как в надземной, так и в подземной частях фитоценоза. Проводился послойный анализ вертикального сложения фитоценозов.

Большое внимание уделялось также изучению микрокомплексности и мозаичности растительного покрова Высоких плато. Для этой цели зарисовывались горизонтальные и вертикальные проекции надземных частей всех растений на ленточных трансектах шириной 0.5 м. Затем на этих же трансектах проводилось послойное взятие почвенных образцов для определения запаса корней. Проводились и другие виды работ, связанные с изучением растений и почв.

По свидетельству французского ученого Ле Уэру (H. N. Le Houerou) такого типа исследования были проведены в Африке, в частности в Алжире впервые.

Ле Уэру несколько раз приезжал с группой французских и алжирских специалистов для ознакомления с методикой наших геоботанических работ на экспериментальных участках. По его просьбе нами был составлен

для него подробный план исследований динамики урожайности и отавности; по этому плану Ле Уэру намечал организовать аналогичные работы в Тунисе.

Вкратце остановимся на впервые выявленной нами способности растений Высоких плато Северной Африки в очень неблагоприятных климатических условиях образовывать отаву.

Несмотря на очень сильную засуху в предшествовавшем 1967 г., у всех растений образовалась отава в 1968 г. Урожай отавы был разным у различных видов растений; он также сильно колебался у одних и тех же видов в зависимости от сроков первого (основного) отчуждения, от способов отчуждения, от сроков скашивания отавы и времени отрастания отавы.

В связи с широким распространением фитоценозов со *Stipa tenacissima* (в Алжире их площадь составляет около 3.5 млн га) и крайне слабым их использованием как кормового ресурса нам представлялось чрезвычайно важным найти пути их использования в качестве корма для скота.

Необходимость поисков более интенсивного использования *S. tenacissima* на корм скоту объясняется острой нехваткой кормов. Большая часть полынных (с *Artemisia herba-alba*) и солянковых пастбищ (с *Anabasis oropediorum*, *Suaeda fruticosa*, *S. pruinosa*, *Salsola vermiculata* и др.) подвержена очень сильной дигрессии. Выход растительной зеленой массы с сильно сбитых пастбищ очень небольшой — 1—2 ц/га.

В то же время огромные площади со *Stipa tenacissima* не используются из-за грубости ее листьев в течение второй половины весны, лета и осени. Зимой и в первой половине весны, когда воздух влажен, *S. tenacissima*, хотя и поедается, но лишь в количестве 5—10% от запаса зеленых побегов.

Был испытан способ отчуждения основного запаса *S. tenacissima*, практикующийся местным населением, — выдергивание побегов, а также скашивание, ранее никогда не применявшееся в Алжире, а по свидетельству Ле Уэру, и в других странах Северной Африки. Так как эксперимент со скашиванием проводился впервые, срезание проводилось на высоте 5, 10 и 15 см и у поверхности почвы с целью изучения влияния высоты среза на образование отавы. Кроме того, было применено выжигание, также в целях получения отавы.

Результаты изучения отавности *S. tenacissima* показывают, что фитоценозы с этим видом таят в себе огромные потенциальные возможности; так, за счет отавы может быть получен дополнительный корм в количестве 5—8 и даже 9 ц/га при скашивании основного травостоя на высоте 5—15 см зимой и ранней весной (табл. 1).

Интенсивность роста побегов отавы в высоту после скашивания довольно большая — 0.5 см в сутки. Обнаруженная способность *S. tenacissima* образовывать отаву в очень суровых засушливых климатических и почвенных условиях Высоких плато Алжира и давать большой, хозяйственно значимый урожай отавы имеет не только биологическое, но и огромное практическое значение.

Автор рекомендует введение в практику сенокошение в сообществах со *S. tenacissima*. Это даст значительное увеличение запаса кормов за счет хорошо поедаемой сочной отавы в критический засушливый летне-осенний период. Следует отметить, что отава *Stipa tenacissima* и *Lygeum spartum* не только хорошо поедается всеми видами животных, но и содержит белка вдвое больше по сравнению с нескашиваемым (целинным) травостоем.

Большой резерв растительной массы представят и срезанные при первом (основном) скашивании зеленые побеги *S. tenacissima*, урожай которых составляет около 15 ц/га. Рациональным использованием основного запаса (путем размельчения, приготовления сенной муки, смачивания и запаривания) можно получить хороший корм.

Образуют отаву и все другие изученные виды (табл. 2 и 3).

Lygeum spartum образует после ранних основных скашиваний довольно большую отаву, если сравнивать ее урожай с основным запасом.

ТАБЛИЦА 1

Урожай зеленой массы основного запаса и отавы *Stipa tenacissima*

(ц/га воздушно-сухой массы)

Высота среза в см	Основной запас		Количество скашиваний отав	Даты скашиваний отав	Урожай всех отав	
	дата укоса	ц/га			ц/га	в % от основного запаса
5	1 II	12.1	6	10 II, 12 III, 4 V, 13 VI, 24 VII, 29 VIII	9.37	77
5	1 II	12.1	5	19 II, 12 III, 13 VI, 27 VIII, 14 X	7.06	58
5	1 II	12.1	3	12 III, 24 VII, 14 X	6.56	54
5	1 II	12.1	3	4 V, 13 VI, 14 X	7.00	58
5	1 II	12.1	2	4 V, 14 X	5.97	49
5	1 II	12.1	2	13 VI, 14 X	7.57	63
5	1 II	12.1	2	24 VII, 14 X	7.47	62
5	1 II	12.1	2	29 VIII, 14 X	4.90	40
5	1 II	12.1	1	14 X	6.02	50
5	19 III	14.7	5	6 V, 16 VI, 24 VII, 28 VIII, 14 X	8.00	54
5	19 III	14.7	4	6 V, 24 VII, 28 VIII, 14 X	7.38	50
5	19 III	14.7	3	6 V, 28 VIII, 14 X	7.91	54
5	19 III	14.7	3	16 VI, 24 VII, 14 X	7.51	51
5	19 III	14.7	3	24 VII, 28 VIII, 14 X	5.08	35
5	19 III	14.7	2	28 VIII, 14 X	5.63	38
15	19 III	10.4	3	6 V, 16 VI, 24 VII	9.28	89
15	19 III	10.4	3	6 V, 16 VI, 28 VIII	9.19	89
15	19 III	10.4	3	6 V, 24 VII, 28 VIII	7.73	74
15	19 III	10.4	3	6 V, 28 VIII, 14 X	8.11	78
15	19 III	10.4	4	16 VI, 24 VII, 28 VIII, 14 X	7.81	75
15	19 III	10.4	2	16 VI, 14 X	7.70	74
15	19 III	10.4	3	24 VII, 28 VIII, 14 X	6.61	64
15	19 III	10.4	2	28 VIII, 14 X	4.97	48
В[1]	19 III	10.9	4	6 V, 16 VI, 24 VII, 14 X	4.79	44
В	19 III	10.9	2	6 V, 28 VIII	4.48	41
В	19 III	10.9	3	16 VI, 24 VII, 14 X	4.96	46
В	19 III	10.9	2	24 VII, 14 X	4.08	38
В	19 III	10.9	2	28 VIII, 14 X	3.63	33
0	19 III	21.5	3	6 V, 16 VI, 24 VII	2.09	10
0	19 III	21.5	3	6 V, 24 VII, 14 X	1.98	9
0	19 III	21.5	2	16 VI, 24 VII	2.83	13
0	19 III	21.5	3	24 VII, 28 VIII, 14 X	1.39	6
15	11 V	16.5	2	17 VI, 24 VII	1.63	10
15	11 V	16.5	3	17 VI, 29 VIII, 18 X	1.57	10
15	11 V	16.5	2	24 VII, 29 VIII	1.88	11
15	11 V	16.5	2	29 VIII, 18 X	1.57	10
В	11 V	14.4	3	17 VI, 24 VII, 29 VIII	1.31	9
В	11 V	14.4	2	17 VI, 18 X	1.42	10
В	11 V	14.4	2	24 VII, 18 X	1.62	11
В	11 V	14.4	2	29 VIII, 18 X	0.97	7
В	11 V	14.4	1	18 X	0.80	6
15	20 VI	10.6	1	25 VII	1.12	11
15	20 VI	10.6	1	30 VIII	1.24	12
В	20 VI	14.2	1	25 VII	0.22	1.6
В	20 VI	14.2	1	30 VIII	0.20	1.4

[1] В — отчуждение побегов выдергиванием при заготовке *Stipa tenacissima* для промышленных целей.

ТАБЛИЦА 2

Урожай зеленой массы основного запаса и отавы *Lygeum spartum*

(ц/га воздушно-сухой массы)

Высота среза в см	Основной запас		Количество скашиваний отав	Даты скашиваний отав	Урожай всех отав	
	дата укоса	ц/га			ц/га	в % от основного запаса
4	6 II	0.98	4	20 II, 27 V, 2 VII, 13 IX	2.66	271
4	6 II	0.98	3	20 II, 2 VII, 13 IX	1.96	200
4	6 II	0.98	3	21 III, 2 VII, 13 IX	2.17	221
4	6 II	0.98	2	21 III, 9 VIII	2.13	217
4	6 II	0.98	2	27 V, 13 IX	3.19	326
4	6 II	0.98	2	2 VII, 13 IX	2.99	305
4	23 III	1.33	3	29 V, 9 VIII, 13 IX	2.19	165
4	23 III	1.33	2	29 V, 13 IX	2.06	155
4	23 III	1.33	2	3 VII, 13 IX	2.17	163
4	23 III	1.33	1	13 IX	1.90	143
4	28 V	3.63	3	3 VII, 13 VIII, 16 IX	1.32	36
4	28 V	3.63	2	3 VII, 16 IX	1.06	29
4	28 V	3.63	2	13 VIII, 16 IX	0.81	22
4	28 V	3.63	1	16 IX	0.45	12
4	11 VII	3.23	2	5 VIII, 20 IX	1.24	38
4	13 VIII	2.7	1	16 IX	0.30	11

ТАБЛИЦА 3

Урожай зеленой массы основного запаса и отавы *Artemisia herba-alba*, *Atriplex halimus*, *Suaeda pruinosa* и *Salsola tetrandra*

(ц/га воздушно-сухой массы)

Основной запас		Количество скашиваний отав	Даты скашиваний отав	Урожай всех отав	
дата укоса	ц/га			ц/га	в % от основного запаса
			Artemisia herba-alba		
23 II	0.40	3	1 IV, 15 V, 1 VIII	1.58	395
23 II	0.40	3	1 IV, 24 VI, 1 VIII	2.13	533
23 II	0.40	2	15 V, 24 VI	2.90	725
23 II	0.40	3	15 V, 1 VIII, 28 X	3.20	800
23 II	0.40	3	24 VI, 1 VIII, 28 X	4.29	1072
2 IV	0.96	3	16 V, 2 VIII, 28 X	2.39	249
2 IV	0.96	2	16 V, 6 IX	2.78	290
2 IV	0.96	3	26 VI, 2 VIII, 28 X	3.52	367
2 IV	0.96	2	26 VI, 28 X	4.16	433
2 IV	0.96	2	6 IX, 28 X	3.98	415
17 V	6.70	3	26 VI, 3 VIII, 9 IX	3.10	46
17 V	6.70	2	5 VIII, 9 IX	1.96	29
26 VI	6.34	2	5 VIII, 9 IX	0.44	7
26 VI	6.34	2	5 VIII, 9 X	0.73	12
26 VI	6.34	1	9 IX	0.26	4
26 VI	6.34	1	28 X	0.38	6
			Atriplex halimus		
27 IV	22.21	3	6 VI, 18 VII, 27 IX	6.73	30
27 IV	23.97	2	6 VI, 27 IX	8.13	34
27 IV	21.99	2	18 VII, 27 IX	12.29	56
27 IV	16.63	1	27 IX	7.10	43
10 VI	12.00	2	19 VII, 30 IX	3.80	33
10 VI	20.20	1	30 IX	6.20	31
19 VII	12.80	1	30 IX	2.44	19
24 VIII	16.04	1	30 IX	0.64	4

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Основной запас		Количество скашиваний отав	Даты скашиваний отав	Урожай всех отав	
дата укоса	ц/га			ц/га	в % от основного запаса
			Suaeda pruinosa		
27 IV	11.84	3	6 VI, 18 VII, 27 IX	1.66	14
27 IV	13.75	2	6 VI, 27 IX	3.29	24
27 IV	12.29	2	18 VII, 27 IX	3.20	26
27 IV	12.85	1	27 IX	2.68	21
10 VI	7.50	2	19 VII, 30 IX	1.30	17
10 VI	6.60	1	30 IX	2.00	30
19 VII	7.60	1	30 IX	0.50	4
24 VIII	6.90	1	30 IX	0.34	5
			Salsola tetrandra		
2 V	37.7	3	12 VI, 26 VIII, 3 X	1.70	4.5
2 V	37.7	1	26 VIII	1.80	4.8
2 V	37.7	2	26 VIII, 3 X	2.56	6.8
24 VII	35.1	1	26 VIII	0.06	0.2
23 VIII	30.3	1	3 X	0.06	0.2

Значительный урожай отавы дает и *Artemisia herba-alba* после ранних отчуждений основного запаса. Однако при раннем отчуждении общий урожай зеленой массы (основной запас плюс отава) получается меньшим (табл. 3), чем после поздних первых отчуждений (хотя урожай отавы в последнем случае небольшой). Поэтому не следует стравливать полынь во вторую половину зимы и в весенние месяцы.

У *Atriplex halimus* урожай отавы достигает значительной величины — 6.7—8.1 и даже 12.3 ц/га после основного скашивания весной. У *Suaeda pruinosa* урожай отавы после весеннего основного отчуждения достигает 3.3 ц/га.

Наименьшая способность к образованию отавы и наименьший ее урожай отмечены у *Salsola tetrandra*.

Таким образом, введение скашивания в практику позволит получить дополнительный источник корма за счет отавы, а также за счет рационального использования основного запаса.

Следует отметить доброжелательность, добросовестность и приветливость арабов-рабочих, помогавших нам и тем самым способствовавших выполнению широкой программы геоботанических работ в Алжире.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 24 X 1969).

SUMMARY

Geobotanical investigations of High Plateaus in Algiers were carried out during 1967 and 1968 by the Soviet expedition. The objective of these investigations was the compilation of a geobotanical map and the estimation of the yielding capacity of the plant communities with the purpose of elaboration the measures for raising the productivity of pastures. The author studied the annual dynamics of the productivity of all main phytocoenoses. Within the permanent transects all the dominanting species individuals were marked by numbered tags. Diameters of crowns and bases were measured, as well as the height of shoots. The shoots were cut off and weighed. A total of 40 000 specimens were collected. The weight of the aftermath was determined for the same specimens.

The formation of the aftermath by plants under the adverse conditions of the High Plateaus was observed for the first time. The yield of the aftermath after the winter-spring harvest in *Stipa tenacissima*, in *Lygeum spartum*, *Artemisia herba-alba*, *Atriplex halimus*, *Suaeda pruinosa* and *Salsola tetrandra* was 5—9, 2—3, 2—4, 6.7—12.3, 1.7—3.3 and 1.7—2.6 centners per hectar respectively.

The biological characteristics of these plants revealed in the course of these investigations, i. e. their capacity of aftermath formation under the conditions of High Plateaus is very important. A great additional reserve of forage can be obtained at the expense of the aftermath.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018).0001.2 : 531.42 : 582.34

Т. В. Малышева

К МЕТОДИКЕ РАЗГРАНИЧЕНИЯ ЖИВЫХ И ОТМЕРШИХ ЧАСТЕЙ У МХОВ ПРИ УЧЕТЕ ИХ ФИТОМАССЫ

T. V. MALYSHEVA. ON THE METHODS OF DISTINGUISHING THE LIVING AND DEAD PARTS OF MOSSES IN THE COURSE OF THEIR PHYTOMASS ESTIMATION

В лесах таежной зоны моховой покров составляет существенную часть общей фитомассы. При ее учете часто необходимо получить данные о весовом соотношении живой и отмершей частей побегов. Обычно при этом образцы мха делятся визуально на «зеленую» и «незеленую» части. Последняя условно считается отмершей. Такое деление очень приблизительно, так как между заведомо живой и заведомо отмершей частями мха может быть переходная полоса, протяженностью 1—4 см и более, где трудно на глаз установить необходимую границу, особенно у сфагновых мхов. Иногда часть растения с буровато-желтой окраской оказывается еще живой, хотя по цвету ее следовало бы, на первый взгляд, считать отмершей.

Если данный вид мха имеет малый процент встречаемости и не играет существенной роли в напочвенном покрове, то неточностью, возникающей при приблизительном учете соотношения живых и отмерших тканей, иногда можно пренебречь. Иное дело доминирующие растения, образующие основной фон мохового покрова. В этом случае при пересчете фитомассы, выраженной в граммах, со среднего образца на 1 га или на площадь, занятую данным видом мха в определенном типе леса, неточность учета скажется весьма сильно.

В связи с этим нами была предпринята попытка применить имеющиеся методы разграничения живых и отмерших тканей у растений к наиболее часто встречающимся лесным мхам: *Sphagnum girgensohnii* Russ., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Mich., *Polytrichum commune* Hedw.

Обычно эти методы применялись к цветковым растениям. Они описаны в ряде руководств по ботанике и ботанической гистохимии (Паламарчук и Веселова, 1955; Юрцев, 1961; Пирс, 1962; Дженсен, 1965, и др.). Использованы гистохимические реакции на дыхательные ферменты (с метиленовой синей, эритрозином, бензидином, тетразоловым синим и т. д.), плазмолиз крепким раствором сахарозы, раствором Вант-Гоффа и прочие.

Активность дыхательных ферментов, как известно, свидетельствует о жизнедеятельности клетки. Реакции вначале были проведены в заведомо живых листьях мхов (прироста текущего года) и в заведомо отмерших листьях (взятых с самой нижней части побега).

Срезов можно было не делать, так как листовая пластинка исследованных мхов очень тонкая, часто однослойная, и цветные реакции в них хорошо заметны под микроскопом.

Работа проведена в 1967—1968 гг. на Северной научно-исследовательской станции Лаборатории лесоведения АН СССР (Шекснинское и Борзовское лесничества Рыбинского леспромхоза Ярославской области). Образцы мха брались в 50-летнем сосняке-черничнике. Древостой 1 класса бонитета, полнота 0.9. Запас древесины на га — 345 м^3. Небольшую примесь к сосне *Pinus silvestris* L. составляет ель *Picea excelsa* Link (=*Picea abies* [L.] Karst.) и береза, главным образом *Betula verrucosa* Ehrh. (=*Betula pendula* Roth). Подлесок фрагментарен и состоит из можжевельника *Juniperus communis* L. (sol.), рябины *Sorbus aucuparia* L. (sol.), крушины *Rhamnus frangula* L. (sol.), малины *Rubus idaeus* L. (sol.). В подросте ель (sol.), сосна (sol.), береза (sp.—cop.$_1$). В травяно-кустарничковом ярусе встречаются черника *Vaccinium myrtillus* L. (cop.$_{2-3}$), брусника *Vaccinium vitis-idaea* L. (sp.—cop.$_1$), вейник *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (cop.$_{1-2}$), марьянник *Melampyrum pratense* L. (sol.—sp.) и др. Моховой покров почти сплошной и составлен в основном зелеными блестящими мхами с преобладанием *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Предполагается взять образцы и из других исследуемых типов леса.

Из множества рассмотренных реакций наиболее наглядной оказалась реакция на пероксидазу с бензидином и плазмолиз крепким раствором сахарозы. Пероксидаза активна лишь в живых тканях, плазмолиз также наблюдается только в живых тканях. Следовательно, можно использовать и плазмолиз, но реакция на пероксидазу более наглядна, так как связана с изменением окраски тканей, отчетливее видна граница между живыми и отмершими частями побега. Для установления этой границы иногда можно даже не рассматривать объект под микроскопом. В участках с активной пероксидазой происходит интенсивное посинение (в присутствии перекиси водорода и пероксидазы бензидин дает ярко-синее окрашивание); в отмерших тканях реакции не наблюдается. Иногда буро-желтая, на первый взгляд «отмершая» часть побега, примыкающая непосредственно к его зеленой части, обнаруживает активную пероксидазу и ее также следует отнести к живой части.

В переходных зеленовато-желтоватых и зеленовато-буроватых частях растения при тесте на пероксидазу получается окраска менее ярких оттенков (обычно — голубовато-сероватая); при этом переходный слой между окрашенной и неокрашенной частями растения бывает порядка нескольких миллиметров (не более 10—12 мм), т. е. протяженность его гораздо меньше, чем при визуальной оценке. Хотя исследований по энзимам мхов в литературе немного, все же, видимо, можно считать, что пероксидаза у них один из обычных ферментов. Она отмечена, в частности, у сфагновых мхов (Маттисон, 1961). Этим автором установлено, что у сфагновых мхов (*Sphagnum magellanicum* Brid., *Sph. girgensohnii* Russ.) пероксидаза наиболее активна весной. Позднее ее активность уменьшается, особенно в период сухого жаркого лета; дождливый период характеризуется большей равномерностью активности пероксидазы. Маттисон отмечает, что в клетках сфагнов активны также каталаза, инвертаза и другие энзимы.

Мы наблюдали реакцию на пероксидазу не только в листьях сфагнов, но у *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Polytrichum commune*.

Проведенные в листьях мхов реакции были повторены на стеблях. В участках с активной пероксидазой здесь также наблюдалось посинение тканей, в отмерших частях реакции не было. У *Polytrichum commune* реакции проводились только в листьях, так как у этого растения сохраняется живым весь побег с подземным стеблем — ризомом. Здесь можно говорить лишь об отмирании листьев в нижней части побега.

Ниже приводится сопоставление длин живых частей побега, определенных на глаз и с применением реакции на пероксидазу с бензидином

(табл. 1). Ошибки разных исследователей при визуальном определении живой части побегов мха представлены в табл. 2.

Поскольку при проведении реакции на пероксидазу с бензидином выявляется, хотя и небольшая переходная полоса, измерения разных ис-

ТАБЛИЦА 1

Соотношение длин живой части побегов мха при их визуальном определении и с применением реакции на пероксидазу

Вид	Длина живой части побега по данным измерений									
	исследователь А		исследователь Б		исследователь В		автор		реакции (с применением пероксидазы)	
	мм	%[1]	мм	%	мм	%	мм	%	мм	%
Sphagnum girgensohnii	56	65.8	67	76.5	48	56.5	75	88.2	85	100
	40	55.5	52	72.0	33	45.8	60	83.1	72	100
	70	77.5	78	86.9	62	69.0	85	94.8	90	100
	28	46.7	40	66.8	20	33.4	45	75.0	60	100
	32	63.8	40	80.0	30	60.0	42	84.0	50	100
Pleurozium schreberi	18	40.0	22	48.8	20	44.5	25	55.5	45	100
	28	58.1	32	66.8	23	47.9	36	75.0	48	100
	29	60.1	35	73.0	30	62.5	42	87.5	60	100
	48	57.8	58	69.9	37	44.5	69	83.1	83	100
	46	76.8	38	63.2	35	58.2	40	66.8	60	100
Dicranum polysetum	49	70.0	56	80.0	48	68.8	62	88.5	70	100
	53	67.0	60	75.8	40	50.0	68	86.0	79	100
	37	58.8	46	73.0	38	60.0	40	63.5	63	100
	26	44.0	36	61.0	22	37.2	48	81.5	59	100
	63	65.2	76	79.0	50	52.0	80	83.0	96	100

ТАБЛИЦА 2

Ошибки (в %) при визуальном определении разными исследователями длины живой части побега мха по сравнению с определениями с помощью реакции на пероксидазу

Вид	Исследователь А	Исследователь Б	Исследователь В	Автор
Sphagnum girgensohnii	34.2	23.5	44.5	11.8
	44.5	28.0	54.2	16.9
	22.5	13.1	31.0	5.2
	53.3	33.2	66.6	25.0
	36.2	20.0	40.0	16.0
Pleurozium schreberi	60.0	51.2	55.5	44.5
	41.9	33.2	52.1	25.0
	39.9	27.0	37.5	12.5
	42.2	29.1	55.5	16.9
	23.2	36.8	41.8	33.2
Dicranum polysetum	30.0	20.0	31.2	11.5
	33.0	24.2	50.0	14.0
	41.2	27.0	40.0	36.5
	56.0	39.0	62.8	18.5
	34.8	21.0	48.0	17.0

[1] Длина живой части побега мха при визуальном определении выражена в процентах от ее длины, определенной с применением реакции на пероксидазу. Длины живой части побега при использовании пероксидазного теста приняты условно за истинные.

следователей оказываются разными, но эти отклонения мало существенны (табл. 3). Если принять условно за истинные величины данные наших измерений, то отклонения от этих величин у других авторов оказываются незначительными (табл. 4), редко более 10%, т. е. результаты измерений всех исследователей примерно одинаковы.

Как видно из материалов табл. 1 и 2, ошибки различных исследователей, связанные с особенностями их зрения, составляют при визуальном определении длин живой и мертвой частей побега иногда более 50%. Это при учете фитомассы обусловит очень большие искажения. Отклонения от действительного веса мха наблюдаются, как правило, в сторону занижения данных. Так, воздушно-сухой вес части побега длиной в 1 см у *Sphagnum girgensohnii* составляет в среднем около 0.006 г, у *Pleurozium schreberi* — около 0.002 г и т. д.; поскольку же побегов мха на площади 1 м^2 может быть несколько тысяч, ошибки в определении длины живой части побега даже на 1 см при пересчете на воздушно-сухой вес дают общую ошибку в несколько десятков граммов.

Поэтому при учете фитомассы мха необходимо предварительно установить величину ошибки, связанной с субъективными особенностями данного исследователя, и ввести затем поправку в расчеты. При этом потребуется проведение реакции на пероксидазу с бензидином не менее, чем в 50—100 побегах данного вида мха и статистическая обработка полученного цифрового материала. Одновременно с этим следует визуально делить побеги мха на живую и мертвую части. Найденные процентные соотношения между длинами разных частей побегов пересчитываются затем на их вес.

Такие соотношения в различных местообитаниях (типах леса) и при работе разных исследователей будут, разумеется, различными, поэтому для каждого конкретного случая потребуется введение особого поправочного коэффициента в расчеты, сделанные при визуальном делении мха на живую и неживую части. Можно использовать и плазмолиз в клетках листьев и стеблей, но, как мы уже указывали, он менее нагляден. Плазмолиз у мхов наблюдала ранее Штейнлесбергер (Steinlesberger, 1959).

Вторая сторона исследуемого вопроса, которая здесь не рассматривается, — разграничение отмершей части мха и части, погруженной в подстилку. В данном случае, видимо, также следует применить биохимические методы. Буровато-желтая часть побега, вероятно, долгое время продолжает играть роль «фитиля», который служит для поглощения и передвижения воды и растворенных в ней питательных веществ. Она долгое время остается прочной (не рвется при легком потягивании руками), в то время как часть, погруженная в подстилку, легко рвется; она является уже полуразложившейся. Эту особенность мы использовали пока при разграничении побуревшей части мха и верхнего слоя подстилки. Поиски более точных методов находятся в сфере компетенции биохимиков и почвоведов, работающих совместно с бриологами.

В заключение следует напомнить последовательность операций при проведении реакции на пероксидазу с бензидином: 1) в 0.85%-й раствор NaCl на 3 минуты (можно до 10 мин.) помещается лист мха, кусочек или срез стебля; раствор NaCl должен иметь температуру не более 4—5°; 2) исследуемая ткань обрабатывается раствором 0.1%-го молибденовокислого аммония в солевом растворе в течение 5 минут (лучше на часовом стекле); 3) далее ткань обрабатывают раствором бензидина, смешанного перед употреблением с 20%-й перекисью водорода, в течение 5 минут до появления синей окраски; 4) затем объект надо промыть исходным свежим солевым раствором и наблюдать появление синего окрашивания; синее соединение бензидина постепенно разлагается, приобретая коричневую окраску.

Реактивы: 0.85%-й раствор NaCl; 0.1%-й раствор $(NH_4)_2MoO_4$ в упомянутом растворе NaCl; раствор бензидина $C_{12}H_{12}N_2$, насыщенный в этом же солевом растворе; 20%-й раствор H_2O_2; смесь перекиси водорода с бензидином. Насыщенный раствор бензидина в солевом растворе смешать

ТАБЛИЦА 3

Длина живой части побегов мхов по наблюдениям разных исследователей с применением реакции на пероксидазу с бензидином

Вид	Длина живой части побега по данным измерений							
	исследователя А		исследователя Б		исследователя В		автора [1]	
	мм	%	мм	%	мм	%	мм	%
Sphagnum girgensohnii	80	94.1	83	97.6	79	92.8	85	100
	70	97.2	72	100.0	64	88.9	72	100
	86	95.5	88	97.7	86	95.5	90	100
	57	85.0	60	100.0	58	96.6	60	100
	47	94.0	47	94.0	46	92.0	50	100
Pleurozium schreberi	43	95.5	44	97.7	43	95.5	45	100
	45	93.3	46	95.8	44	91.7	48	100
	56	93.3	58	96.6	55	91.6	60	100
	81	97.5	82	97.6	82	97.6	83	100
	55	91.7	57	95.0	54	90.0	60	100
Dicranum polysetum	67	95.7	69	98.5	66	94.3	70	100
	75	95.0	76	96.2	74	93.6	79	100
	62	98.4	61	96.8	60	95.2	63	100
	55	93.2	57	96.6	53	90.0	59	100
	92	95.8	94	97.9	89	92.7	96	100

ТАБЛИЦА 4

Отклонения (в %) от условно истинных значений длин живой части побегов мхов (определение с применением реакции на пероксидазу с бензидином)

Вид	Исследователь А	Исследователь Б	Исследователь В	Автор
Sphagnum girgensohnii	5.9	2.4	7.2	0.0
	2.8	0.0	11.1	0.0
	4.5	2.3	4.5	0.0
	5.0	0.0	3.4	0.0
	6.0	6.0	8.0	0.0
Pleurozium schreberi	4.5	2.3	4.5	0.0
	6.7	4.2	8.3	0.0
	6.7	3.4	8.4	0.0
	2.5	2.4	2.4	0.0
	8.3	5.0	10.0	0.0
Dicranum polysetum	4.3	1.5	5.7	0.0
	5.0	3.8	6.4	0.0
	1.6	3.2	4.8	0.0
	6.8	3.4	10.0	0.0
	4.2	2.1	7.3	0.0

перед употреблением с перекисью водорода (из расчета 1 капля на 2 мл бензидина). Реакция идет только со свежеприготовленными растворами. Так как для испытания нужны свежесобранные мхи, то из леса их следует переносить в лабораторию в закрытых стеклянных сосудах с небольшим количеством воды на дне. Реакции проводятся немедленно. Растворы отсасываются чистой фильтровальной бумагой.

[1] Условно за истинные величины приняты данные измерений автора.

ЛИТЕРАТУРА

Дженсен У. (1965). Ботаническая гистохимия. — Маттисон Н. Л. (1961). О ферментах сфагновых мхов. В сб.: Комплексное изучение физиологически активных веществ низших растений. — Паламарчук И. А. и Т. Д. Веселова. (1955). Учебное пособие по ботанической гистохимии. — Пирс Э. (1962). Гистохимия. — Юрцев В. Н. (1961). Руководство к лабораторно-практическим занятиям по цитологической и эмбриологической микротехнике. — Steinlesberger E. (1959). Plasmolysestudien an Laubmoosen. 2. Osmotische Werte, Protoplasma, 51, 3.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР,
село Успенское
Московской области.

(Получено 25 IV 1969).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.48 : 582.542

И. А. Уткина, П. В. Лебедев и М. Ф. Мельникова

СТРОЕНИЕ ЗАРОДЫША ЗЕРНОВКИ ЛУГОВЫХ ЗЛАКОВ *DACTYLIS GLOMERATA* L. И *BROMUS INERMIS* LEYSS.

С 4 рисунками

I. A. UTKINA, P. V. LEBEDEV AND M. F. MELJNIKOVA. THE STRUCTURE OF THE EMBRYO IN THE CARYOPSES OF MEADOW GRASSES *DACTYLIS GLOMERATA* L. AND *BROMUS INERMIS* LEYSS.

Строение зерновки злаков давно привлекает внимание исследователей. Еще Мальпиги (Malpighi, 1679) дал сравнительно подробное описание морфологического строения зерновки. Однако интенсивные исследования в этой области начались лишь с 30-х годов текущего столетия.

В силу большого практического значения хлебных злаков в первую очередь изучалось анатомо-морфологическое строение зерновки этих растений (Sargant, Arber, 1915; Avery, 1930; Александров и Яковлев, 1935; Александров, 1939; Яковлев, 1939, 1950; Александров и Александрова, 1948; Поддубная-Арнольди, 1964; Соколовская, 1965, и др.). Однако некоторые черты строения зерновки, особенно ее зародыша, до сих пор недостаточно выяснены. Все еще мало сведений о строении зародышевой почечки. Нет единого мнения о количестве листовых образований в зародышевой почечке зерновок пшеницы, овса, ячменя, кукурузы и других хлебных злаков.

Исследованиями М. С. Яковлева (1946) и Сасса (Sass, 1950) показано, что строение зародыша зерновки, в том числе и количество листовых образований зародышевой почечки, определяется типом изучаемого злака, его принадлежностью к той или иной экологической группе. Г. М. Добрынин (1963) считает, что число листовых зачатков в почке зародыша зерновки зависит от вида злака.

Изучение анатомии и морфологии зерновки луговых злаков начато гораздо позднее, чем у хлебных злаков, и особенности их строения исследованы в значительно меньшей степени. Между тем луговые злаки имеют большое практическое значение; они составляют основу травостоя лугов и определяют их продуктивность.

Наиболее полные данные по морфологии зерновки луговых злаков приводятся В. Р. Вильямсом (1922, 1936), Н. И. Рыжевым (1944), М. А. Филимоновым (1953, 1961), Г. М. Добрыниным (1963) и А. М. Овесновым (1965). Анатомические особенности покровов зерновки костра волжского, связанные с малой всхожестью семян в первый год после сбора урожая, описаны В. А. Новиковым и Я. П. Барменковым (1933). Строение плодовой оболочки и эндосперма зерновок пыреев и житняка исследовано В. Г. Александровым и О. Г. Александровой (1938).

М. С. Яковлев (1948, 1950) и Ридер (Reeder, 1957) изучили морфологию и анатомию зародыша зерновок многих видов злаков. Они показали, что

особенности развития и структуры зародыша и эндосперма зерновок имеют большое значение для систематики растений. Бернард (Barnard, 1964) характеризует морфологическое строение и устанавливает гомологию основных частей зародыша ряда триб хлебных и луговых злаков. Краткие сведения о строении зародыша зерновки костра безостого приводятся Кноблохом (Knobloch, 1944).

В исследованиях строения зерновки луговых злаков не уделено достаточного внимания степени сформированности зародышевой почечки. Поэтому сведения о количестве листовых образований почечки отрывочны и разноречивы. Так, например, Т. И. Серебрякова (1959) указывает, что зародышевая почечка зерновки овсяницы луговой имеет один листовой зачаток, по данным А. М. Овеснова (1965), их один-два, а по М. С. Яковлеву (1950), — два-три. Морфология и анатомия точки роста зародышевой почечки отдельных видов луговых злаков также почти не изучены.

Исследование степени сформированности зародышевой почечки и анатомо-морфологического строения ее точки роста необходимо для понимания закономерностей органогенеза и гистогенеза в процессе развития главного побега и всего растения лугового злака.

Нами была поставлена задача изучить строение зародыша зерновки некоторых видов луговых злаков и выяснить степень сформированности зародышевой почечки.

Методика исследования

Объектами изучения были многолетние луговые злаки озимого типа — ежа сборная *Dactylis glomerata* L. и костер безостый *Bromus inermis* Leyss. Согласно «Флоре СССР», эти виды относятся к трибе *Festuceae*. Они широко распространены на природных и сеяных лугах СССР и являются важными кормовыми растениями.

Зерновки, очищенные от цветочных чешуй, при комнатной температуре в течение суток выдерживались на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри. Набухшие зерновки фиксировались в смеси Навашина или Яковлева. Промывка, проводка через спирты и смесь спирта с хлороформом и заливка парафином проводились по общепринятой цитологической методике. Зерновки по отношению к микротомному ножу ориентировались в спинно-брюшной плоскости (бороздка находилась сбоку, располагаясь вдоль лезвия ножа). Продольные срезы зародыша толщиной в 5—6 мк окрашивались гематоксилином по Гайденгайну. Фотографирование производилось под микроскопом МБИ-6.

Размеры почечки и ее точки роста определялись на медианных срезах у 10 зародышей каждого вида злака с помощью винтового окулярного микрометра. За диаметр точки роста принималась ширина ее основания на уровне самого молодого листового зачатка (включая и этот листовой бугорок). Высота точки роста определялась по перпендикуляру, опущенному из ее самой высокой точки на основание. Площадь точки роста в плоскости медианного сечения вычислялась по формуле площади полукруга. Диаметр почечки зародыша измерялся на уровне основания колпачкового листочка; за высоту почечки принимался перпендикуляр, опущенный на ее диаметр с верхушки колпачкового листочка.

Определение размеров зерновки, освобожденных от цветочных чешуй, проводилось с помощью миллиметровой бумаги. Ширина определялась со стороны бороздки в наиболее широкой части зерновки. Для измерения использовалось по 100 зерновок костра и ежи.

Морфология зерновки

Зерновки костра и ежи по своей форме и размерам существенно отличаются друг от друга. Зерновка костра имеет широколанцетную форму. Ее длина более чем в 3 раза превышает ширину (см. таблицу).

Форма зерновки ежи трехгранная, ее длина почти в 2.7 раза больше, чем ширина. В целом зерновка костра крупнее зерновки ежи примерно в 2 раза.

Особенности строения зерновки и ее зародыша у ежи сборной и костра безостого

Вид	Зерновка		Зародыш		Зародышевая почечка		Точка роста почечки						
	длина (мм)	ширина (мм)	длина (мм)	ширина (мм)	длина (мм)	ширина (мм)	высота (мк)	диаметр (мк)	площадь медианного среза (мк²)	количество клеток на медианном срезе: по высоте	по диаметру	в тунике	всего
Ежа сборная	2.90	1.09	1.01	0.34	0.23	0.16	39.0	80.0	2500	3	8	12	25
Костер безостый . . .	7.00	2.20	1.93	0.50	0.40	0.22	93.8	125.1	7818	6	8	19	49

Зерновки костра и ежи плотно окружены цветочными чешуйками, строение которых различное. Нижняя чешуя костра вверху плоско расширенная, голая, а иногда покрыта короткими волосками, по краю пленчатая, имеет 7 жилок. Особенно хорошо выделяется средняя жилка. Верхняя чешуя пленчатая и имеет только 2 жилки. Окраска чешуй серовато-зеленая, с фиолетовым оттенком. Вес 1000 зерновок 3.4 г.

У зерновки ежи нижняя цветочная чешуйка остевидно заостренная, имеет хорошо развитый киль, несущий жесткие реснички. Ость небольшая, до 1 мм длины, слегка отогнутая в сторону. Верхняя чешуйка в виде лодочки. Окраска чешуй желтовато-зеленая. Вес 1000 зерновок 1.2 г.

Строение зародыша

Зародыш зерновки луговых злаков расположен у ее основания и составляет небольшую часть ее объема. По отношению к эндосперму зародыш лежит наклонно, прилегая к нему одним боком. Зародыши костра и ежи овально-продолговатые, слегка искривленные, в поперечнике достигают у ежи в среднем 0.34 мм, у костра — 0.50 мм, а в длину соответственно 1.01 и 1.93 мм.

Сопоставление данных, представленных на таблице, показывает, что наибольшим размерам зерновки соответствует и наибольшая величина зародыша. Зерновка костра, которая по длине более чем в 2 раза превосходит зерновку ежи, имеет и зародыш вдвое более длинный. Аналогичная корреляция между размерами семени и зародыша у дикой и культурной сои Дальнего Востока отмечена Г. И. Ворошиловой (1964).

Зародыш зрелых зерновок луговых злаков является довольно дифференцированным. Зерновки костра безостого и ежи сборной имеют однотипную морфологическую структуру зародыша с одинаковой степенью его сформированности (рис. 1 и 2). В сформированном зародыше отчетливо выделяются щиток, почечка, прикрытая колеоптилем, гипокотиль и корешок, покрытый колеоризой. Различие морфологической структуры зародышей этих видов проявляется лишь в отсутствии у костра эпибласта и в большей величине органов его зародыша. Отсутствие эпибласта в зародыше зерновки костра безостого отмечено и другими исследователями (Яковлев, 1950; Reeder, 1957).

Зародыш ежи сборной имеет довольно крупный широкий щиток, особенно развитый в его верхней части. Форма его слегка изогнутая. Щиток в зерновке костра безостого сильнее вытянут в продольном направлении и по своей мощности почти одинаков по всей длине.

В строении зародышевой почечки у костра и ежи также проявляется некоторое различие. У ежи она сидячая и окружена не только колеоптилем и краем щитка, но, кроме того, как чехликом, прикрыта лигулой.

У костра лигула выражена слабее. Почечка фактически окружена только колеоптилем и краем щитка. Почечка и зародышевый корешок у ежи сильно сближены, так как гипокотиль очень короткий, у костра же он несколько длиннее. По отношению к щитку и зародышевому корешку почечка сидит косо, причем угол наклона у костра значительно больше, чем у ежи.

По форме и размерам зародышевые почечки ежи и костра тоже отличаются друг от друга (рис. 3 и 4). У костра почечка продолговато заостренная и достигает в высоту в среднем 400 мк, у ежи она уплощенноконической формы и высота ее почти на 170 мк меньше. Разница в ширине почечек несколько меньше и составляет в среднем 60 мк. Площадь сечения почечки равна примерно четвертой части площади среза зародыша. Размеры зародышевой почечки прямо и тесно коррелируют с размерами сформированного зародыша и зерновки в целом.

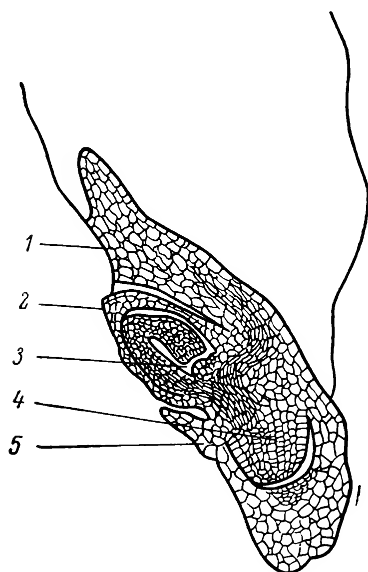


Рис. 1. Строение зародыша ежи сборной. (Увел. 90).

1 — щиток; *2* — колеоптиль; *3* — почечка; *4* — корешок; *5* — эпибласт.

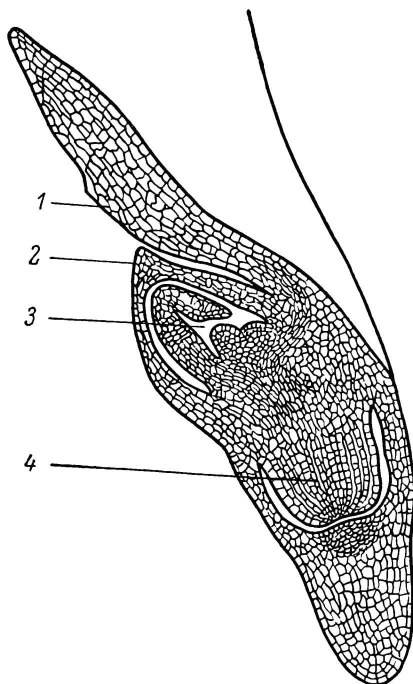


Рис. 2. Строение зародыша костра безостого. (Увел. 63).

1 — щиток; *2* — колеоптиль; *3* — почечка; *4* — корешок.

Зародышевая почечка представлена очень коротким стебельком, заканчивающимся точкой роста и зачаточными листочками. Эпикотиль у костра слегка удлинен, у ежи он выражен гораздо слабее. Точка роста зародыша ежи сборной имеет слабо выпуклую форму и широкое основание (Уткина, 1968). У точки роста зародыша костра степень выпуклости значительно больше.

Различие точек роста проявляется и в их линейных размерах. Высота точки роста зародышевой почечки костра почти в 2.4 раза больше, чем у ежи, а ее диаметр больше только в 1.5 раза. Это обусловлено большей протяженностью точки роста ежи в горизонтальном направлении. Ее диаметр превышает высоту примерно в 2 раза, в то время как у костра высота и диаметр точки роста почти одинаковы.

Таким образом, в соотношении линейных размеров точек роста зародышей костра и ежи проявляется та же закономерность, что и в соотношении линейных размеров зародышевых почек, зародышей и зерновок в целом. Обнаружена тесная корреляция между величиной зерновки, зародыша, зародышевой почечки и точки роста.

Величина зародыша тесно коррелирует с величиной зерновки, величина почечки — с величиной зародыша, а величина точки роста — с величиной зародышевой почечки. Большим размерам зерновки соответствует и большая величина зародыша, почечки и ее точки роста. Подтверждается наблюдение Досталя (1956), показавшего, что коррелятивные связи имеются уже в семени. Наличие коррелятивных связей в развитии органов на ранних этапах онтогенеза двудольных растений отмечается в работах В. К. Василевской (1959, 1961, 1962) и Е. А. Кондратьевой-Мельвиль (1959, 1963).

Точка роста зародышевой почечки зерновки ежи отличается от точки роста костра не только по форме, но и по количеству слагающих ее клеток. Так, например, площадь точки роста в плоскости медианного сечения

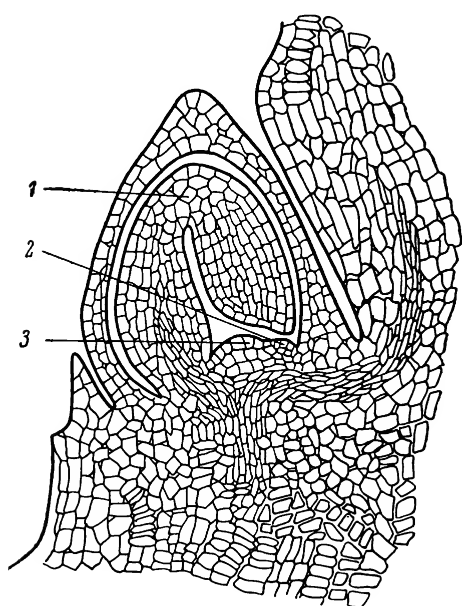


Рис. 3. Строение почечки у зародыша ежи сборной. (Увел. 200).

1 — первый листовой зачаток; 2 — второй листовой зачаток; 3 — точка роста стебелька.

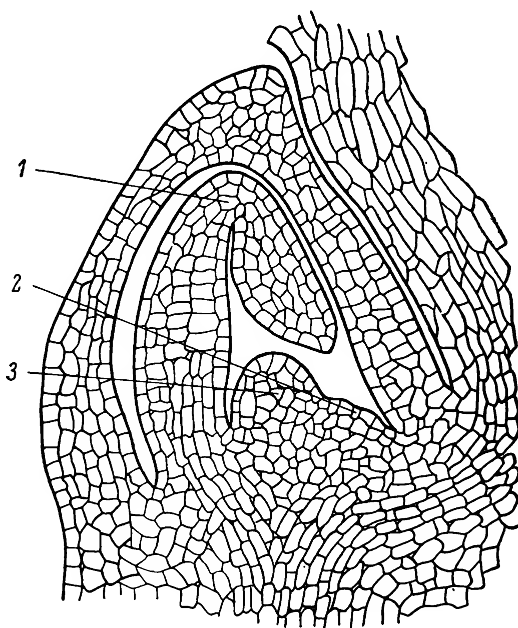


Рис. 4. Строение почечки у зародыша костра безостого. (Увел. 200).

1 — первый листовой зачаток; 2 — второй листовой зачаток; 3 — точка роста стебелька.

зародыша костра превышает площадь точки роста ежи более чем в 3 раза, а общее количество клеток на срезе больше в 2 раза.

В точке роста зародышевых почечек костра и ежи отчетливо выделяется однослойная туника, окружающая клетки корпуса. Клетки туники обычно имеют прямоугольную форму, в отличие от изодиаметрической формы клеток корпуса. У клеток туники и корпуса крупное ядро, с 2—3 ядрышками и почти одинаковая по густоте цитоплазма. Поэтому интенсивность окраски всех клеток точки роста почти одинаковая.

На рис. 3 и 4 видно, что зародышевая почечка костра безостого и ежи сборной содержит по 2 листовых образования. Наличие двух листовых зачатков отмечается М. С. Яковлевым (1950) в зародыше *Bromus secalinus* L., а Бернардом (Barnard, 1964) — в зародыше *Phalaris tuberosa* L. Следовательно, луговые злаки, даже относящиеся к разным трибам и имеющие различные размеры зерновок, зародышей и зародышевых почечек, содержат в зародышах одинаковое количество листовых образований.

Листовые образования в зародышевой почечке имеют разную степень сформированности. Первый по времени заложения листовой зачаток в сформированной почечке является довольно крупным, он достигает в высоту 230—450 мк. Этот зачаток закладывается на стороне, противо-

положной щитку, в сформированной почечке имеет форму колпачка и целиком закрывает точку роста. Второй зачаток листа закладывается на стороне щитка и представляет собой овальный боковой бугорок, выпуклость которого в почечке костра несколько больше чем у ежи. Листовой бугорок точки роста костра на медианном срезе в среднем представлен 8—10, а у ежи — 3—5 клетками.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1939). О строении эндосперма зерновки злака. Бот. журн., 24, 1. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1938). О строении зерновки пырея и житняка (*Agropyrum* Gaertn.). ДАН СССР, 19, 9. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1948). Анатомия зерновки пшеницы. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 7. — Александров В. Г. и М. С. Яковлев. (1935). Морфология зерна и строение эндосперма различных форм кукурузы *Zea mays* L. Бот. журн., 20, 3. — Василевская В. К. (1959). Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 1, 2. — Василевская В. К. (1961). Примитивные признаки анатомического строения проростков подсолнечника. Бот. журн., 46, 6. — Василевская В. К. (1962). О некоторых корреляциях в строении растений. Тр. Петергофск. биолог. инст. ЛГУ, 19. — Вильямс В. Р. (1922). Естественнонаучные основы луговодства и луговедения. — Вильямс В. Р. (1936). Почвоведение.— Ворошилова Г. И. (1964). Строение зародышей и проростков дикой и культурной сои Дальнего Востока. Вест. ЛГУ, сер. биолог., 2, 9. — Добрынин Г. М. (1963). Рост и формирование вегетативных органов злаков. Автореф. диссерт. — Досталь Р. (1956). Значение коррелятивных влияний корней и листьев в морфогенезе растений. Физиолог. раст., 3, 4. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1959). Анатомические особенности проростков дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). Вест. ЛГУ, сер. биолог., 1, 3. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1963). Развитие структуры проростка *Acer platanoides* L. Бот. журн., 48, 2. — Новиков В. А. и Я. П. Барменков. (1933). Анатомо-физиологические особенности семян волжского костра и их роль в прорастании. Пробл. мясн. скотоводства, 3. — Овеснов А. М. (1965). Морфология и экология прорастания семян дикорастущих злаков. Автореф. диссерт. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосемянных растений. — Рыжев Н. И. (1944). Повышение качества семян кормовых трав. — Серебрякова Т. И. (1959). О некоторых морфологических закономерностях побегообразования у овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.). Бюл. МОИП, отд. биолог., 64, 3. — Соколовская Т. Б. (1965). К вопросу о природе эпибласта. Бот. журн., 50, 12. — Уткина И. А. (1968). Изменение анатомо-морфологического строения точки роста в онтогенезе побега ежи сборной. В сб.: Морфогенез луговых злаков и условия внешней среды. Уч. зап. Уральск. унив., отд. биолог., 73. — Филимонов М. А. (1953). Повышение полевых качеств семян кормовых трав. — Филимонов М. А. (1961). Семена кормовых растений и их биологические свойства. — Яковлев М. С. (1939). О значении эпибласта в зародыше пшеницы. ДАН СССР, 22, 9. — Яковлев М. С. (1946). Структурные особенности зародыша пшеницы. Тр. Инст. физиолог. раст. им. К. А. Тимирязева, 1, 4. — Яковлев М. С. (1948). Морфологические типы зародыша и филогения злаков. ДАН Арм.ССР, 8, 3. — Яковлев М. С. (1950). Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 1. — Avery G. S. (1930). Comparative anatomy and morphology of the embryos and seedlings of maize, oats and Wheat. Bot. Gaz., 89, 1. — Barnard C. (1964). Grasses and grasslands. — Knobloch J. W. (1944). Development and structure of *Bromus inermis* Leyss. Jowa State College Journ. Sci., 19, 1. — Malpighi M. (1675). Anatome plantarum. — Reeder J. R. (1957). The embryo in grass systematics. Amer. Journ. Bot., 44, 9. — Sargant E., A. Arber. (1915). The comparative morphology of the embryo and seedling in the *Gramineae*. Ann. Bot., 29. — Sass J. E. (1950). Comparative leaf number in the embryos of some types of maize. Jowa State College Journ. Sci., 25, 3.

Уральский государственный университет,
г. Свердловск.

(Получено 29 VII 1968).

УДК 581.5.582.542.1 (571.53)

А. В. Ронгинская

ОСНОВНЫЕ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОРОТКОНОЖКИ ПЕРИСТОЙ (*BRACHYPODIUM PINNATUM* [L.] Р. В.) В УСЛОВИЯХ НИЖНЕГО ПРИАНГАРЬЯ

A. V. RONGHINSKAYA. THE MAIN ECOLOGO-COENOTIC CHARACTERS OF *BRACHYPODIUM PINNATUM* (L.) P. B. (*GRAMINEAE*) IN THE LOWER PART OF THE CIS-ANGARIAN REGION

Brachypodium pinnatum (L.) Р. В. — многолетний корневищный злак, гемикриптофит, встречается в лесной и лесостепной зонах европейской части Советского Союза, в Западной и Средней Сибири, преимущественно на материковых местоположениях; здесь он является наиболее обычным компонентом злакового травостоя разреженных лесов и колков и одним из доминирующих видов лесных лугов. Коротконожка характерна для горных районов (Кавказ, Тянь-Шань, Алтай), хорошо растет на дренированных почвах легкого механического состава и известковых почвах (Кавказ). В ценозах она выступает как доминант или доминант-коннектор (Б. А. Быков, 1962).

Несмотря на широкое распространение коротконожки перистой, ее биоэкологические особенности изучены очень слабо и приводимые данные иногда противоречивы. По Л. Г. Раменскому, И. А. Цаценкину и др. (1956), она нетребовательна к богатству почвы, плохо выносит выпас и сенокос, однако И. В. Ларин (Ларин и др., 1950) считает коротконожку устойчивой к выпасу и засухе. Т. А. Работнов (1948) указывает на отзывчивость ее к удобрениям.

По мнению почти всех исследователей, для сообществ коротконожки перистой характерно большое количество злаков и разнотравья. В отдельных случаях ее ярус может достигать предельной сомкнутости как в надземной, так и в подземной части. Так, по данным Г. М. Зозулина (1959), в коротконожковой группировке Центрально-Черноземного заповедника на 1 м^2 площади приходится 163 погонных метра ее корневищ.

В районе нижнего Приангарья она характерна для основных ландшафтообразующих ценозов — сосновых и березовых лесов и лесных лугов, развивающихся на серых, темно-серых и дерново-подзолистых почвах различной степени оподзоленности, тяжелого механического состава, с pH от 5.15 до 6.6. Коротконожка перистая никогда не образует монодоминантных группировок и ярусов в замкнутых серийных ценозах.

В своих исследованиях мы исходили из тех положений, что в сложившихся ценозах численность популяций каждого вида обычно стабилизируется в каких-то пределах. В численности популяций отдельных видов, их поведении в ценозе как в фокусе отражается биологическая значимость климатических, почвенных и биотических условий местообитания. Поэтому численность и биоморфологические показатели популяций вида при их статистической оценке и анализе коррелятивных связей можно использовать для характеристики условий среды.

Наши наблюдения за поведением коротконожки перистой проводились в следующих четырех ценозах: в березовом лесу с подлеском из шиповника, где коротконожка и вейник тростниковидный создают основу травостоя; в сосновом лесу с разнотравно-коротконожковым травостоем; в березовом лесу с папоротником-орляком, в котором коротконожка обильна под пологом орляка; на лесном полидоминантном лугу, где коротконожка делит свое господство с рядом луговых и лесных видов.

Анализ поведения коротконожки в этом ряду природных местообитаний позволил определить ведущие факторы среды, обусловливающие присутствие этого вида в составе ценоза, его численность и биоморфологические показатели.

Методика работы заключалась в следующем: на 10 площадках по 1 м² в каждом из указанных ценозов выкапывались все побеги коротконожки с корневищем. Сплошной учет на 10 разбросанных площадках дает возможность объективно судить о поведении всей популяции этого вида. Определяли общую длину корневища, длину его живой части, величину годичного прироста корневища, количество его живых ветвей, глубину расположения и мощность корневища, количество вегетативных побегов на корневище, их высоту и вес. Кроме того, о размещении надземных побегов коротконожки свидетельствуют данные укосов с 50 площадок по 0.25 м² в каждом ценозе, где на каждой площадке учтены количество побегов и их масса. Определены семенная продуктивность и запас семян в почве (и доля участия коротконожки).

Чтобы оценить положение любого вида в ценозе необходимо учесть энергию его размножения, так как размножение — необходимое условие сохранения вида. По данным учета, (в среднем на 1 м²) генеративных побегов приходится: в березовом лесу с подлеском из шиповника 1.6, на лесном лугу — 1.4, в сосновом лесу с разнотравно-коротконожковым травостоем — 1 и в березовом лесу с папоротником-орляком — 0.2 (табл. 1). При средней численности 45 семян на один генеративный побег ежегодно в каждом ценозе должно попадать соответственно 72, 63, 45 и 9 семян на 1 м². Анализ же запаса семян в почве этих ценозов показал наличие семян коротконожки только в сосновом лесу и на лесном лугу от 14 до 50 на 1 м². В почве березовых лесов семян коротконожки не обнаружено. Семенных проростков, по данным ежегодного учета на постоянных площадках размером 4 м², не было обнаружено ни в одном ценозе за 5 лет. Следовательно, вегетативный способ размножения является основным для коротконожки перистой. Он обеспечивает ее расселение и устойчивость в ценозе.

Brachypodium pinnatum имеет длинное плагиотропное симподиально ветвящееся корневище. По способу формирования его следует считать типичным гипогеогенным корневищем (по терминологии Серебрякова и Серебряковой, 1965), т. е. корневищем подземного происхождения. На остающемся многолетнем основании ортотропного побега образуется по 1—2 почки возобновления надземных побегов и от 1 до 5 ветвей подземного корневища. Каждая из ветвей корневища может выйти на поверхность и дать начало новому надземному побегу.

Корневище коротконожки имеет междоузлия длиной 1.5—2 см (в березовом лесу с папоротником-орляком — 0.5—0.8 см дл.); в узлах сидят суховатые листовые чешуи, сплошь одевающие корневище на молодых его участках. Почти от каждого узла вертикально вниз отходят разветвленные корни по 1—2 в узлах и по 6—8 в основании ортотропных побегов.

В изучаемых нами ценозах надземные побеги группируются пучками, напоминая рыхлодерновинные злаки. Групповое расположение их связано с тем, что в основании ортотропного побега коротконожки развивается по 2—5 укороченных ветвей корневища (2—5 см дл.), каждая из которых заканчивается ортотропным побегом.

Несколько необычно распределение надземных побегов в березовом лесу с подлеском из шиповника, где они располагаются одиночно на расстоянии 10—15 см и больше один от другого. Это связано с тем, что здесь корневище коротконожки не имеет укороченных ветвей, так характерных для остальных трех ценозов. Все ветви корневища длинные. Очевидно, характер ветвления корневища и длина отдельных побегов в какой-то мере зависят от плотности травостоя, насыщенности деятельными корнями верхних горизонтов почвы и освещенности.

В березовом лесу с подлеском из шиповника, где коротконожка располагается преимущественно по периферии проекции крон деревьев и в окнах древесно-кустарникового полога, насыщенность почвы деятельными корнями наименьшая. Групповое размещение надземных побегов коротконожки и наличие укороченных ветвей корневища, по нашему мнению, обеспечивают ей довольно устойчивое положение в сомкнутых в надземной и подземной сферах сообществах.

ТАБЛИЦА 1

Биоморфологические показатели коротконожки перистой в основных ландшафтообразующих ценозах Нижнего Приангарья (данные 1965 г.)

Биоморфологические показатели	Березовый лес с подлеском из шиповника		Березовый лес с папоротником-орляком		Сосновый лес с разнотравно-коротконожковым травостоем		Лесной луг (4 года без сенокошения)		Лесной луг, ежегодно косимый		Лесной луг, ежегодно косимый, удобренный	
	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$
Длина живой части корневища (см) особи	134	21.88±1.27	152	23.67±1.03	146	21.9±1.92	170	18.02±1.17	—	—	—	—
Количество живых ветвей корневища особи	134	6.35±0.455	150	3.9±0.17	146	5.12±0.394	170	5.8±0.261	—	—	—	—
Годичный прирост корневища (см)	134	3±0.131	147	1.63±0.067	146	1.6±0.08	168	1.414±0.124	—	—	—	—
Мощность корневища (мг/см)	29	10.14±0.38	34	10.1±0.67	44	9.3±0.45	23	13.79±1.26	—	—	—	—
Общая длина корневищ (см) особи	134	39±1.33	152	23.5±0.24	146	28.2±1.78	170	18.059±1.177	—	—	—	—
Глубина расположения корневищ (см)	134	6.55±0.158	150	2.4±0.082	154	2.5±0.124	170	2.1±0.091	—	—	—	—
Количество живых надземных побегов на одно корневище	134	4.85±0.108	149	2.64±0.1	146	2.31±0.1	170	2.35±0.091	—	—	—	—
Высота вегетативного побега (см) . .	327	58±0.73	375	59.11±0.787	298	36.208±0.8	365	49.57±0.556	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Биоморфологические показатели	Березовый лес с подлеском из шиповника		Березовый лес с папоротником-орляком		Сосновый лес с разнотравно-коротконожковым травостоем		Лесной луг (4 года без сенокошения)		Лесной луг, ежегодно косимый		Лесной луг, ежегодно косимый, удобренный	
	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$
Вес вегетативного побега (г)	342	0.219±0.01	374	0.177±0.011	390	0.218±0.048	367	0.185±0.02	—	—	—	—
Количество зеленых листьев на одном побеге	424	3.76±0.044	368	3.72±0.042	408	4.1±0.034	369	4±0.033	—	—	—	—
Количество сухих листьев на одном побеге	424	0.6±0.02	677	0.96±0.034	408	2.812±0.053	369	2.6±0.047	—	—	—	—
Количество вегетативных побегов на 0.25 м²	52	24.253±2.74	55	21.57±2.084	50	37.92±2.868	50	32.84±3.43	50	7.072±0.964	50	15.62±1.73
Вес всех побегов коротконожки на 0.25 м² (г) . . .	52	5.256±0.641	55	3.723±0.36	51	8.28±0.784	50	6.1±0.63	50	0.882±0.122	51	2.523±0.308
Количество генеративных побегов на 0.25 м²	100	0.4±0.087	100	0.054±0.013	100	0.255±0.062	100	0.346±0.072	100	Нет	100	0.48±0.108
Общий вес корневищ коротконожки на площади 0.25 м² (г)	15	1.92±0.063	15	1.85±0.0452	15	3.37±0.1	15	3.54±0.082	—	—	—	—
Общая длина корневищ коротконожки на площади 0.25 м² (г) . .	15	190±2.78	15	187±2.32	15	368±5.36	15	258±4.57	—	—	—	—

По мощности корневища, количеству живых ветвей и надземных побегов на одном корневище, его общей длине, длине его живой части и глубине расположения можно судить о реакции коротконожки на фитоценотические условия и об устойчивости ее в ценозах. Сильное развитие корневищ при малом числе надземных побегов рассматривается Т. А. Работновым (1950) как приспособление к перенесению неблагоприятных для растений условий.

В табл. 1 приведены основные статистически достоверные биоморфологические показатели коротконожки в изучаемых ценозах, полученные при обработке большого количества измерений.

Мощность корневища и длина живой части примерно одинаковы во всех сравниваемых лесных ценозах; в то же время на лугу коротконожка имеет более мощное (13.8 мг/см против 9.3—10.1), но короткое корневище. Общая длина корневищ особи в березовом лесу с подлеском из шиповника в 1.5—2 раза больше по сравнению с остальными ценозами.

Большие различия проявляются в количестве живых надземных побегов, приходящихся на одно корневище. Так, в березовом лесу с подлеском из шиповника их в среднем насчитывается 4.85, в березовом лесу с папоротником-орляком — 2.64, на лугу — 2.35 и в сосновом лесу — 2.31. Таким образом, при одной и той же длине живой части корневища в березовом лесу с подлеском из шиповника образуется почти в 2 раза больше надземных побегов. К тому же и годичный прирост корневищ здесь почти в 2 раза больше по сравнению с таковым в других ценозах.

В ботанической литературе приведено достаточно много материалов, свидетельствующих о том, что чем больше условия произрастания соответствуют экологическому оптимуму вида, тем лучше жизненное состояние его особей, тем больше половозрелых особей находится в генеративном состоянии (Шенников, 1942; Работнов, 1950, и др.).

Для сравнения изучаемых ценозов, помимо подсчета генеративных побегов на единицу площади, мы определяли соотношение генеративных и вегетативных побегов. На 100 вегетативных побегов коротконожки в березовом лесу с подлеском из шиповника приходится 1.64 генеративных побега, на лугу — 1.05, в сосновом лесу — 0.66, в березовом лесу с папоротником-орляком — 0.25. Значительное влияние на количество генеративных побегов оказывает удобрение. Так, под влиянием удобрения количество генеративных побегов коротконожки на лугу возросло в 3 раза, а в сосновом лесу — в 1.8 раза. Средний вес одного вегетативного побега колеблется в небольших пределах; наибольшая величина характерна для березового леса с подлеском из шиповника (0.219 г), соснового леса (0.218 г) и луга (0.185 г). Разница в весе статистически достоверна только по отношению к березовому лесу с папоротником-орляком.

Глубина залегания корневищ в исследуемых ценозах зависит в основном от величины загруженности почвы деятельными корнями (табл. 2). Чем менее заполнена корнями почва, чем лучше ее аэрация, тем глубже в почве располагаются корневища коротконожки перистой (в березовом лесу с подлеском из шиповника — на глубине 6.55 см, а на лугу — 2.1 см).

Для луговых ценозов в силу специфики их структуры по сравнению с лесными характерны более высокие показатели насыщенности почвы корнями; поэтому абсолютные величины насыщенности могут быть показательными только в пределах однотипных фитоценотических структур. Сравнивая вегетативные побеги нетрудно заметить, что в березовых лесах они выше, чем на лугу и особенно — чем в сосновом лесу (табл. 1). Облиственность же побегов изменяется в обратном порядке. На лугу и в сосновом лесу на одном побеге имеется 3—4 зеленых листа и несколько (2—3) сухих листьев, расположенных в прикорневой части побега. В березовых лесах сухие листья отсутствуют или встречается 1, в редком случае 2 таких листа.

Из этого видно, что высота побегов и количество листьев зависят главным образом от фитоценотической структуры ценозов, определяющей их световой режим. Чем более сомкнут ценоз, тем меньшим количеством

ТАБЛИЦА 2

Некоторые показатели условий среды в исследованных фитоценозах

Фитоценоз	Почва	Горизонты почвы (см)	pH водной вытяжки	NH_3 (в мг/100 г почвы)	P_2O_5 (в мг/100 г почвы)	Гумус (в %)	Азот (в %)	Аэрация (в %)	Плотность почвы (кг/см²)	Общая загруженность почвы деятельными корнями[1]
Березовый лес с подлеском из шиповника	Серая лесная среднеоподзоленная, с повышенным вскипанием	0.10	5.9	4.04	18.6	5.9	0.145	52	44.4±1.18	0.581
		10—18	5.15	2.20	14.0	2.6	—	50	—	0.718
		23—33	5.23	1.74	13.2	1.66	—	20	—	0.136
Сосновый лес с разнотравно-коротконожковым травостоем	Дерново-подзолистая, длительно-сезонномерзлотная	0—10	6.49	4.44	15.05	6.75	0.157	48	45.6±1.38	0.852
		12—22	6.49	2.51	11.00	1.19	—	90	—	0.034
		29—33	5.95	2.33	18.15	0.92	—	20—19	—	0.091
Березняк орляковый	Серая лесная среднеоподзоленная	0—8	6.2	3.7	17.4	5.6	0.229	50	39±1.25	1.214
		8—13	5.33	2.86	15.9	3.68	—	25	—	0.357
		15—25	5.93	2.32	—	1.47	—	25	—	0.109
Лесной полидоминантный луг	Темно-серая длительно сезонно-мерзлотная с погребенным гумусовым горизонтом	0—10	6.3	4.96	22.75	5.6	0.285	40	44.8±1.26	1.63
		13—23	6.2	2.91	16.0	4.3	—	20	—	1.16
		25—35	6.6	2.8	14.72	2.75	—	20—25	—	0.13

[1] Деятельными корнями мы считали корни диаметром 2 мм и мельче. Загруженность почвы деятельными корнями, согласно А. П. Шенникову (1925), определялась по отношению объема корней к объему почвы; аэрация выражалась в процентах объема почвенного воздуха.

По мощности корневища, количеству живых ветвей и надземных побегов на одном корневище, его общей длине, длине его живой части и глубине расположения можно судить о реакции коротконожки на фитоценотические условия и об устойчивости ее в ценозах. Сильное развитие корневищ при малом числе надземных побегов рассматривается Т. А. Работновым (1950) как приспособление к перенесению неблагоприятных для растений условий.

В табл. 1 приведены основные статистически достоверные биоморфологические показатели коротконожки в изучаемых ценозах, полученные при обработке большого количества измерений.

Мощность корневища и длина живой части примерно одинаковы во всех сравниваемых лесных ценозах; в то же время на лугу коротконожка имеет более мощное (13.8 мг/см против 9.3—10.1), но короткое корневище. Общая длина корневищ особи в березовом лесу с подлеском из шиповника в 1.5—2 раза больше по сравнению с остальными ценозами.

Большие различия проявляются в количестве живых надземных побегов, приходящихся на одно корневище. Так, в березовом лесу с подлеском из шиповника их в среднем насчитывается 4.85, в березовом лесу с папоротником-орляком — 2.64, на лугу — 2.35 и в сосновом лесу — 2.31. Таким образом, при одной и той же длине живой части корневища в березовом лесу с подлеском из шиповника образуется почти в 2 раза больше надземных побегов. К тому же и годичный прирост корневищ здесь почти в 2 раза больше по сравнению с таковым в других ценозах.

В ботанической литературе приведено достаточно много материалов, свидетельствующих о том, что чем больше условия произрастания соответствуют экологическому оптимуму вида, тем лучше жизненное состояние его особей, тем больше половозрелых особей находится в генеративном состоянии (Шенников, 1942; Работнов, 1950, и др.).

Для сравнения изучаемых ценозов, помимо подсчета генеративных побегов на единицу площади, мы определяли соотношение генеративных и вегетативных побегов. На 100 вегетативных побегов коротконожки в березовом лесу с подлеском из шиповника приходится 1.64 генеративных побега, на лугу — 1.05, в сосновом лесу — 0.66, в березовом лесу с папоротником-орляком — 0.25. Значительное влияние на количество генеративных побегов оказывает удобрение. Так, под влиянием удобрения количество генеративных побегов коротконожки на лугу возросло в 3 раза, а в сосновом лесу — в 1.8 раза. Средний вес одного вегетативного побега колеблется в небольших пределах; наибольшая величина характерна для березового леса с подлеском из шиповника (0.219 г), соснового леса (0.218 г) и луга (0.185 г). Разница в весе статистически достоверна только по отношению к березовому лесу с папоротником-орляком.

Глубина залегания корневищ в исследуемых ценозах зависит в основном от величины загруженности почвы деятельными корнями (табл. 2). Чем менее заполнена корнями почва, чем лучше ее аэрация, тем глубже в почве располагаются корневища коротконожки перистой (в березовом лесу с подлеском из шиповника — на глубине 6.55 см, а на лугу — 2.1 см).

Для луговых ценозов в силу специфики их структуры по сравнению с лесными характерны более высокие показатели насыщенности почвы корнями; поэтому абсолютные величины насыщенности могут быть показательными только в пределах однотипных фитоценотических структур. Сравнивая вегетативные побеги нетрудно заметить, что в березовых лесах они выше, чем на лугу и особенно — чем в сосновом лесу (табл. 1). Облиственность же побегов изменяется в обратном порядке. На лугу и в сосновом лесу на одном побеге имеется 3—4 зеленых листа и несколько (2—3) сухих листьев, расположенных в прикорневой части побега. В березовых лесах сухие листья отсутствуют или встречается 1, в редком случае 2 таких листа.

Из этого видно, что высота побегов и количество листьев зависят главным образом от фитоценотической структуры ценозов, определяющей их световой режим. Чем более сомкнут ценоз, тем меньшим количеством

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Биоморфологические показатели	Березовый лес с подлеском из шиповника		Березовый лес с папоротником-орляком		Сосновый лес с разнотравно-коротконожковым травостоем		Лесной луг (4 года без сенокошения)		Лесной луг, ежегодно косимый		Лесной луг, ежегодно косимый, удобренный	
	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$
Вес вегетативного побега (г)	342	0.219±0.01	374	0.177±0.011	390	0.218±0.048	367	0.185±0.02	—	—	—	—
Количество зеленых листьев на одном побеге	424	3.76±0.044	368	3.72±0.042	408	4.1±0.034	369	4±0.033	—	—	—	—
Количество сухих листьев на одном побеге	424	0.6±0.02	677	0.96±0.034	408	2.812±0.053	369	2.6±0.047	—	—	—	—
Количество вегетативных побегов на 0.25 м²	52	24.253±2.74	55	21.57±2.084	50	37.92±2.868	50	32.84±3.43	50	7.072±0.964	50	15.62±1.73
Вес всех побегов коротконожки на 0.25 м² (г) . . .	52	5.256±0.641	55	3.723±0.36	51	8.28±0.784	50	6.1±0.63	50	0.882±0.122	51	2.523±0.308
Количество генеративных побегов на 0.25 м²	100	0.4±0.087	100	0.054±0.013	100	0.255±0.062	100	0.346±0.072	100	Нет	100	0.48±0.108
Общий вес корневищ коротконожки на площади 0.25 м² (г)	15	1.92±0.063	15	1.85±0.0452	15	3.37±0.1	15	3.54±0.082	—	—	—	—
Общая длина корневищ коротконожки на площади 0.25 м² (г) . .	15	190±2.78	15	187±2.32	15	368±5.36	15	258±4.57	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1

Биоморфологические показатели коротконожки перистой в основных ландшафтообразующих ценозах Нижнего Приангарья (данные 1965 г.)

Биоморфологические показатели	Березовый лес с подлеском из шиповника		Березовый лес с папоротником-орляком		Сосновый лес с разнотравно-коротконожковым травостоем		Лесной луг (4 года без сенокошения)		Лесной луг, ежегодно косимый		Лесной луг, ежегодно косимый, удобренный	
	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$
Длина живой части корневища (см) особи	134	21.88±1.27	152	23.67±1.03	146	21.9±1.92	170	18.02±1.17	—	—	—	—
Количество живых ветвей корневища особи	134	6.35±0.455	150	3.9±0.17	146	5.12±0.394	170	5.8±0.261	—	—	—	—
Годичный прирост корневища (см)	134	3±0.131	147	1.63±0.067	146	1.6±0.08	168	1.414±0.124	—	—	—	—
Мощность корневища (мг/см)	29	10.14±0.38	34	10.1±0.67	44	9.3±0.45	23	13.79±1.26	—	—	—	—
Общая длина корневищ (см) особи	134	39±1.33	152	23.5±0.24	146	28.2±1.78	170	18.059±1.177	—	—	—	—
Глубина расположения корневищ (см)	134	6.55±0.158	150	2.4±0.082	154	2.5±0.124	170	2.1±0.091	—	—	—	—
Количество живых надземных побегов на одно корневище	134	4.85±0.108	149	2.64±0.1	146	2.31±0.1	170	2.35±0.091	—	—	—	—
Высота вегетативного побега (см) . .	327	58±0.73	375	59.11±0.787	298	36.208±0.8	365	49.57±0.556	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Биоморфологические показатели	Березовый лес с подлеском из шиповника		Березовый лес с папоротником-орляком		Сосновый лес с разнотравно-коротконожковым травостоем		Лесной луг (4 года без сенокошения)		Лесной луг, ежегодно косимый		Лесной луг, ежегодно косимый, удобренный	
	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$	количество измерений	$M \pm m$
Вес вегетативного побега (г)	342	0.219±0.01	374	0.177±0.011	390	0.218±0.048	367	0.185±0.02	—	—	—	—
Количество зеленых листьев на одном побеге	424	3.76±0.044	368	3.72±0.042	408	4.1±0.034	369	4±0.033	—	—	—	—
Количество сухих листьев на одном побеге	424	0.6±0.02	677	0.96±0.034	408	2.812±0.053	369	2.6±0.047	—	—	—	—
Количество вегетативных побегов на 0.25 м²	52	24.253±2.74	55	21.57±2.084	50	37.92±2.868	50	32.84±3.43	50	7.072±0.964	50	15.62±1.73
Вес всех побегов коротконожки на 0.25 м² (г) . . .	52	5.256±0.641	55	3.723±0.36	51	8.28±0.784	50	6.1±0.63	50	0.882±0.122	51	2.523±0.308
Количество генеративных побегов на 0.25 м²	100	0.4±0.087	100	0.054±0.013	100	0.255±0.062	100	0.346±0.072	100	Нет	100	0.48±0.108
Общий вес корневищ коротконожки на площади 0.25 м² (г)	15	1.92±0.063	15	1.85±0.0452	15	3.37±0.1	15	3.54±0.082	—	—	—	—
Общая длина корневищ коротконожки на площади 0.25 м² (г) . .	15	190±2.78	15	187±2.32	15	368±5.36	15	258±4.57	—	—	—	—

По мощности корневища, количеству живых ветвей и надземных побегов на одном корневище, его общей длине, длине его живой части и глубине расположения можно судить о реакции коротконожки на фитоценотические условия и об устойчивости ее в ценозах. Сильное развитие корневищ при малом числе надземных побегов рассматривается Т. А. Работновым (1950) как приспособление к перенесению неблагоприятных для растений условий.

В табл. 1 приведены основные статистически достоверные биоморфологические показатели коротконожки в изучаемых ценозах, полученные при обработке большого количества измерений.

Мощность корневища и длина живой части примерно одинаковы во всех сравниваемых лесных ценозах; в то же время на лугу коротконожка имеет более мощное (13.8 мг/см против 9.3—10.1), но короткое корневище. Общая длина корневищ особи в березовом лесу с подлеском из шиповника в 1.5—2 раза больше по сравнению с остальными ценозами.

Большие различия проявляются в количестве живых надземных побегов, приходящихся на одно корневище. Так, в березовом лесу с подлеском из шиповника их в среднем насчитывается 4.85, в березовом лесу с папоротником-орляком — 2.64, на лугу — 2.35 и в сосновом лесу — 2.31. Таким образом, при одной и той же длине живой части корневища в березовом лесу с подлеском из шиповника образуется почти в 2 раза больше надземных побегов. К тому же и годичный прирост корневищ здесь почти в 2 раза больше по сравнению с таковым в других ценозах.

В ботанической литературе приведено достаточно много материалов, свидетельствующих о том, что чем больше условия произрастания соответствуют экологическому оптимуму вида, тем лучше жизненное состояние его особей, тем больше половозрелых особей находится в генеративном состоянии (Шенников, 1942; Работнов, 1950, и др.).

Для сравнения изучаемых ценозов, помимо подсчета генеративных побегов на единицу площади, мы определяли соотношение генеративных и вегетативных побегов. На 100 вегетативных побегов коротконожки в березовом лесу с подлеском из шиповника приходится 1.64 генеративных побега, на лугу — 1.05, в сосновом лесу — 0.66, в березовом лесу с папоротником-орляком — 0.25. Значительное влияние на количество генеративных побегов оказывает удобрение. Так, под влиянием удобрения количество генеративных побегов коротконожки на лугу возросло в 3 раза, а в сосновом лесу — в 1.8 раза. Средний вес одного вегетативного побега колеблется в небольших пределах; наибольшая величина характерна для березового леса с подлеском из шиповника (0.219 г), соснового леса (0.218 г) и луга (0.185 г). Разница в весе статистически достоверна только по отношению к березовому лесу с папоротником-орляком.

Глубина залегания корневищ в исследуемых ценозах зависит в основном от величины загруженности почвы деятельными корнями (табл. 2). Чем менее заполнена корнями почва, чем лучше ее аэрация, тем глубже в почве располагаются корневища коротконожки перистой (в березовом лесу с подлеском из шиповника — на глубине 6.55 см, а на лугу — 2.1 см).

Для луговых ценозов в силу специфики их структуры по сравнению с лесными характерны более высокие показатели насыщенности почвы корнями; поэтому абсолютные величины насыщенности могут быть показательными только в пределах однотипных фитоценотических структур. Сравнивая вегетативные побеги нетрудно заметить, что в березовых лесах они выше, чем на лугу и особенно — чем в сосновом лесу (табл. 1). Облиственность же побегов изменяется в обратном порядке. На лугу и в сосновом лесу на одном побеге имеется 3—4 зеленых листа и несколько (2—3) сухих листьев, расположенных в прикорневой части побега. В березовых лесах сухие листья отсутствуют или встречается 1, в редком случае 2 таких листа.

Из этого видно, что высота побегов и количество листьев зависят главным образом от фитоценотической структуры ценозов, определяющей их световой режим. Чем более сомкнут ценоз, тем меньшим количеством

ТАБЛИЦА 2

Некоторые показатели условий среды в исследованных фитоценозах

Фитоценоз	Почва	Горизонты почвы (см)	pH водной вытяжки	NH_3 (в мг/100 г почвы)	P_2O_5 (в мг/100 г почвы)	Гумус (в %)	Азот (в %)	Аэрация (в %)	Плотность почвы (кг/см²)	Общая загруженность почвы деятельными корнями [1]
Березовый лес с подлеском из шиповника	Серая лесная среднеоподзоленная, с повышенным вскипанием	0.10	5.9	4.04	18.6	5.9	0.145	52	44.4±1.18	0.581
		10—18	5.15	2.20	14.0	2.6	—	50	—	0.718
		23—33	5.23	1.74	13.2	1.66	—	20	—	0.136
Сосновый лес с разнотравно-коротконожковым травостоем	Дерново-подзолистая, длительно-сезонномерзлотная	0—10	6.49	4.44	15.05	6.75	0.157	48	45.6±1.38	0.852
		12—22	6.49	2.51	11.00	1.19	—	90	—	0.034
		29—33	5.95	2.33	18.15	0.92	—	20—19	—	0.091
Березняк орляковый	Серая лесная среднеоподзоленная	0—8	6.2	3.7	17.4	5.6	0.229	50	39±1.25	1.214
		8—13	5.33	2.86	15.9	3.68	—	25	—	0.357
		15—25	5.93	2.32	—	1.47	—	25	—	0.109
Лесной полидоминантный луг	Темно-серая длительно сезонно-мерзлотная с погребенным гумусовым горизонтом	0—10	6.3	4.96	22.75	5.6	0.285	40	44.8±1.26	1.63
		13—23	6.2	2.91	16.0	4.3	—	20	—	1.16
		25—35	6.6	2.8	14.72	2.75	—	20—25	—	0.13

[1] Деятельными корнями мы считали корни диаметром 2 мм и мельче. Загруженность почвы деятельными корнями, согласно А. П. Шенникову (1925), определялась по отношению объема корней к объему почвы; аэрация выражалась в процентах объема почвенного воздуха.

света довольствуется коротконожка, тем больше высота ее побегов и меньше количество листьев.

Таким образом, все показатели жизненности коротконожки перистой свидетельствуют о том, что условия березового леса с подлеском из шиповника являются для нее наиболее благоприятными и наиболее близки к ее экологическому оптимуму.

Одним из основных показателей, свидетельствующих о значимости вида в сообществе, является количество побегов и их масса, накопленная за определенный промежуток времени.

Наибольшим количеством побегов коротконожки перистой на единице площади отличаются сосновый лес и лесной луг — ценозы, близкие генетически и фитоценотически, так как лесной луг представляет собой одну из первых стадий формирования лугов на месте парковых сосновых лесов (Ронгинская, Лащинский, 1965). Масса же надземных побегов коротконожки составляет в сосновом лесу 22.6%, на лугу — только 3.6%, в березовом лесу с подлеском из шиповника — 18.8% и в березовом лесу с папоротником-орляком — 6.3%.

Следовательно, фитоценотический оптимум коротконожки в условиях Нижнего Приангарья находится в разреженных сосновых лесах, не использующихся как сенокосное и пастбищное угодье.

Экологические и биотические факторы среды, действующие на коротконожку в сосновом лесу и на лесном лугу, в силу близости этих ценозов не могут определить такой большой разницы в весовом участии этого вида. Только ежегодным сенокошением можно объяснить небольшую массу коротконожки на лугу при довольно большом числе ее побегов. Этот вывод подтверждается и наблюдениями на ежегодно косимом лугу, где прогрессирует процесс вытеснения коротконожки из травостоя, сокращается количество ее побегов и их весовое участие. Даже в первый год заповедывания количество побегов коротконожки резко возрастает.

Анализ биоморфологических показателей жизненности дает основание считать, что условия соснового леса с разнотравно-коротконожковым травостоем не являются лучшими для развития коротконожки. Максимальное обилие ее в ценозе не совпадает с наилучшей жизненностью, что характерно для видов широкого экологического диапазона. Часто в оптимальных для себя условиях вид не может достигнуть большого обилия из-за конкуренции соседей, что видно на примере березового леса с подлеском из шиповника. Коротконожка перистая, отлично развитая в окнах древесно-кустарникового полога, в силу своего светолюбия не проникает под кроны деревьев. Поэтому ее надземные побеги не могут достигнуть высокой сомкнутости.

Выводы

1. Биологические особенности коротконожки перистой обеспечивают ей относительно большую численность только в сильно разреженных лесах и на лесных лугах.

2. Характер расположения надземных побегов и длина ветвей корневища коротконожки определяется степенью сомкнутости древесного полога и фитоценотической насыщенностью ценоза. Групповое расположение надземных побегов и наличие укороченных ветвей корневищ придают устойчивость коротконожке в замкнутых ценозах.

3. Эколого-ценотические условия оказывают существенное влияние на жизненность коротконожки. Чем более плотной и хуже аэрируемой является почва, чем больше ее верхние горизонты насыщены деятельными корнями, тем ближе к поверхности располагается корневище и тем меньше его годовой линейный прирост.

4. В условиях Нижнего Приангарья коротконожка перистая не образует монодоминантных сообществ и монодоминантных ярусов в замкнутых серийных ценозах. Максимальная насыщенность почвы корневищами коротконожки отмечена в разреженных сосновых лесах (здесь она в 10.8 раза меньше, чем в условиях Курской степи).

5. Несмотря на широкое распространение и большое обилие коротконожки перистой на лесных лугах и в редкостойных лесах Нижнего Приангарья, ее средообразующее воздействие проявляется слабо, ибо все ценозы с ее участием полидоминантны.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. (1962). Доминанты растительного покрова Советского Союза, II.— Зозулин Г. М. (1959). Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Средне-Русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. Тр. Центрально-Черноземн. гос. заповедн., V. — Ларин И. В., Ш. М. Агабабян и др. (1950). Кормовые растения СССР, 1. — Работнов Т. А. (1948). О влиянии минеральных удобрений на растительность субальпийских лугов. Бот. журн., 33, 5. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, 6. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, А. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Ронгинская А. В., Н. Н. Лащинский. (1965). Особенности сезонного ритма развития растений некоторых ассоциаций в районе Нижнего Приангарья. В сб.: Растительный покров Красноярского края, 2. — Серебряков И. Г. и Т. И. Серебрякова. (1965). О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. Бюлл. МОИП, отд. биолог., XX (2). — Шенников А. П. (1925). Опыт количественного определения степени задернения луговых почв. В сб.: Материалы Вологодской сельхоз. опытной станции, 2. — Шенников А. П. (1942). Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении. Общ. биолог., 3, 5.

Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Академии наук СССР, г. Новосибирск.

(Получено 18 III 1968).

УДК 58.07 : 581.142+581.14 : 582.475 : 581.526.426

Л. Н. Ющенкова

ВЛИЯНИЕ ТРАВ И КУСТАРНИЧКОВ НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН И ВЫЖИВАЕМОСТЬ ВСХОДОВ ЕЛИ В СООБЩЕСТВАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

L. N. JUSHCHENKOVA. THE EFFECT OF HERBACEOUS PLANTS AND DWARF SHRUBS ON THE GERMINATION OF SEEDS AND SURVIVAL OF SPRUCE SEEDLINGS IN THE COMMUNITIES OF THE SOUTHERN TAIGA

Известно, что условия для возобновления ели складываются неблагоприятно, в основном на первых стадиях прорастания семян и развития проростков (Воронова, 1959; Ли Уэнь-хуа и Сюй Чжень-бан, 1961; Гортинский, 1964). Именно эта фаза возобновительного процесса ели остается до сих пор наименее изученной. На прорастание семян и развитие проростков влияют многие факторы. К числу таких факторов относится и отрицательное воздействие нижних ярусов.

В настоящей работе мы попытались выяснить, зависит ли процесс прорастания семян и развитие проростков ели от видового состава и проективного покрытия почвы растениями нижних ярусов и как влияют различные виды трав и кустарничков на скорость отмирания всходов ели.

Исследования проводились в лесах Шекснинского лесничества, расположенного на территории Ярославской области в пределах полосы южной тайги.

Объектами исследования служили сообщества ельника кислично-щитовникового, ельника кислично-черничного, березняка снытево-разно-

травного. Подробное описание видового состава и структуры этих типов леса и почвенно-грунтовых условий их формирования приводятся в работах В. Г. Карпова (1964) и В. И. Абражко (1968).

Наблюдения велись в течение вегетационных периодов 1966 и 1967 гг. В 1966 г. был обильный урожай семян ели. В вегетационный период этого года под пологом еловых древостоев появилось большое количество всходов ели.

Для решения первой из поставленных задач в июле 1966 г. были проведены учеты всходов ели. С этой целью в каждом из изучаемых сообществ было заложено по 100 учетных площадок 50×50 см, размещавшихся по принципу случайной выборки.

На площадках глазомерно определялось проективное покрытие основных видов трав и кустарничков, подсчитывалось число всходов ели. В березняке снытево-разнотравном определялось только общее проективное покрытие почвы травами, кустарничками и мхами. Повторный учет был проведен в июне 1967 г.

Для выявления зависимости между числом всходов ели и проективным покрытием почвы растениями нижних ярусов были вычислены следующие показатели: корреляционное отношение (η), характеризующее силу связи признаков, достоверность этой связи (t) и критерий криволинейности (t_{k}).

Для решения второй задачи в сообществах ельника кислично-щитовникового и ельника кислично-черничного было заложено по 20 постоянных площадок 0.1 м^2 каждая. С 10 площадок был удален травяной покров, остальные 10 служили контролем. На опытных и контрольных площадках проводились подекадные учеты всходов ели.

Представление о зависимости между числом появившихся всходов ели и проективным покрытием почвы растениями нижних ярусов дает табл. 1. Величины корреляционных отношений говорят нам о наличии слабой, но вполне достоверной зависимости между этими показателями. Достоверность связи этих показателей почти везде выше 1.96 при уровне значимости $P_{0.05}$. Анализ критерия криволинейности свидетельствует о том, что связь между этими показателями можно считать прямолинейной, т. е. с увеличением или уменьшением проективного покрытия почвы растениями нижних ярусов соответственно изменяется и число проростков ели (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Зависимость между числом всходов и проективным покрытием почвы растениями нижних ярусов

Тип леса	Щитовник			Кислица			Мхи			Черника		
	η	t	$t_{\text{к}}$	η	t	$t_{\text{к}}$	η	t	$t_{\text{к}}$	η	t	$t_{\text{к}}$
Ельник кислично-щитовниковый (1966 г.)	0.3	3.1	1.3	0.22	2.2	1.0	0.29	2.99	1.1	—	—	—
Ельник кислично-черничный (1966 г.) . .	—	—	—	0.17	1.7	0.9	0.37	3.9	1.5	0.28	2.88	1.3
Ельник кислично-черничный (1967 г.) . .	—	—	—	0.1	1.0	0.5	0.28	2.9	2.4	0.42	4.7	0.6
Березняк снытево-разнотравный (1966 г.) .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.24 *	2.45	0.8

Из данных табл. 1 видно, что в сообществе ельника кислично-щитовникового наиболее четкая связь прослеживается между числом всходов и проективным покрытием папоротников и мхов. Причем наблюдалась положительная корреляция между числом всходов ели и проективным покрытием папоротников и отрицательная — между количеством всходов

* В березняке снытево-разнотравном проведен учет только общего проективного покрытия почвы растениями травяно-кустарничкового яруса.

ели и моховым покровом. Зависимость между числом всходов ели и проективным покрытием почвы кислицей в этом сообществе выражена слабее ($\eta=0.22$). Разница между величинами корреляционных отношений, полученных для мхов и кислицы в ельнике кислично-щитовниковом, равна 4.4, т. е. вполне достоверна ($4.4>1.96$).

При определении корреляционного отношения между числом всходов ели и проективным покрытием почвы растениями нижних ярусов в ельнике кислично-черничном не обнаружено достоверной связи между числом всходов ели и проективным покрытием почвы кислицей ($t=1.7<<1.96$). Наиболее тесная положительная связь в этом сообществе наблюдается между числом всходов ели и моховым покровом ($\eta=0.37$). Относительно высокое корреляционное отношение имеется между числом всходов ели и проективным покрытием почвы черникой ($\eta=0.28$), причем, коэффициент корреляции отрицательный.

Во второй год наблюдений величина корреляционного отношения между числом проростков ели и проективным покрытием почвы черникой увеличилась. Величина корреляционного отношения между числом проростков ели и проективным покрытием почвы мхами уменьшилась ($\eta=0.28$), но знак коэффициента корреляции при этом изменился. Очень низким оказалось корреляционное отношение между числом проростков ели и проективным покрытием почвы кислицей, причем между этими двумя показателями связь была недостоверной ($t=1<1.96$).

В березняке снытево-разнотравном также отчетливо прослеживается связь между густотой травяно-кустарничкового яруса и числом всходов ели. В этом сообществе связь между исследуемыми показателями проявляется слабее, чем в еловых лесах.

В табл. 2 представлены данные, характеризующие динамику численности всходов ели в изученных типах леса.

ТАБЛИЦА 2

Число всходов ели в различных типах леса (расчет на 1 га)

Тип леса	Год наблюдений		Выживаемость (в %)
	1966	1967	
Ельник кислично-щитовниковый	1805600	400	0.02
Ельник кислично-черничный	882000	51600	5.85

Из табл. 2 видно, что почти все всходы ели гибнут в первый год жизни. При этом в ельнике кислично-щитовниковом наблюдается максимальная величина отпада. Здесь только 0.02% всходов ели выжило к началу следующего вегетационного периода. В ельнике кислично-черничном число сохранившихся всходов выше и составляет 5.85%. Интересно, что первоначальное количество всходов в ельнике кислично-щитовниковом более чем в 2 раза превышает число их в ельнике кислично-черничном.

Далее мы попытались выяснить, как влияет нанорельеф на распределение всходов ели.

Из табл. 3 видно, что в ельнике кислично-щитовниковом основная масса самосева ели приурочена к равнинным участкам нанорельефа, значительная часть всходов ели встречается на повышениях. В ельнике кислично-черничном основная масса всходов приурочена к понижениям нанорельефа. В березняке снытево-разнотравном чаще всего всходы ели можно встретить на повышениях.

Данные по динамике отмирания всходов ели приведены в табл. 4. Исходное среднее число всходов ели, имеющееся на одной учетной площадке, мы приняли за 100%. Следующие цифры показывают число вы-

ТАБЛИЦА 3

Количество всходов ели на разных элементах нанорельефа (среднее на 1 площадку 0.5×0.5 м)

Тип леса	Нанорельеф		
	повышение	равнинные участки	понижение
Fльник кислично-щитовниковый	31	51	17
Ельник кислично-черничный	19	20	40
Березняк снытево-разнотравный	4	3	3

живших проростков ели в процентах от исходного среднего их числа на учетной площадке. Данные, представленные в табл. 4, показывают, что в ельнике кислично-щитовниковом наблюдается интенсивная гибель всходов ели. На контрольных площадках под пологом трав к 10 августа 1966 г. не осталось ни одного всхода ели. На опытных площадках процесс отмирания всходов ели значительно замедлился. К 22 июля 1967 г. на учетных площадках, где удалялись травы и кустарнички, число всходов составило 56.5% от исходного количества их.

ТАБЛИЦА 4

Сезонная динамика численности всходов ели (в % от исходного числа всходов)

Тип леса и вариант опыта	1966 г.								1967 г.		
	3 VII	10 VII	20 VII	30 VII	10 VIII	20 VIII	30 VIII	12 IX	13 VI	4 VII	22 VII
Ельник кислично-щитовниковый											
Без полога трав . .	91.3	100.0	89.1	87.0	78.3	80.5	78.3	80.5	63.1	60.9	56.5
Под пологом трав . .	100	55.5	8.3	2.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Ельник кислично-черничный											
Без полога трав . .	100	100.0	100.0	85.3	73.5	70.6	64.7	70.6	61.8	61.8	59.0
Под пологом трав . .	100	92.3	73.1	53.8	46.2	38.5	38.5	22.1	23.1	23.1	19.2

В ельнике кислично-черничном при удалении трав и кустарничков процесс отмирания всходов шел приблизительно с той же скоростью, что и в ельнике кислично-щитовниковом. К 22 июля 1967 г. число живых проростков на опытных площадках составляло 59%. На контрольных учетных площадках, где нижний ярус трав и кустарничков не был удален, к последней декаде июля сохранилось 19.2% проростков ели.

Имеется ряд работ, где ярусы трав, кустарничков и мхов рассматриваются как один из факторов, влияющих на возобновление (Ткаченко, 1911; Морозов, 1928; Богданов, 1955; Мишнев, 1958; Воронова, 1959; Злобин, 1960). Так Ю. А. Злобин (1960) в своей работе доказал, что возобновление ели сильно зависит от развития мхов. Г. Б. Гортинский (1964) отмечает, что низкие температуры верхних слоев подстилки (ниже 10°) в ельнике кислично-щитовниковом ограничивают возможное время прорастания семян ели серединой вегетационного периода. Середина вегетационного периода является обычно наиболее сухим его временем. В это время основным ограничивающим фактором является недостаток

влаги. Г. М. Иванова (1968) установила, что низкие температуры верхних слоев подстилки в ельнике кислично-щитовниковом обусловливаются наличием мощного полога папоротников в этом типе леса. Папоротниковый покров поглощает значительную часть лучистой энергии солнца и сильно затеняет почву. К этому сводится отрицательное влияние папоротников на прорастание семян и развитие проростков ели.

Но в середине вегетационного периода под мощно развитым пологом папоротников в ельнике кислично-щитовниковом некоторое время еще сохраняется повышенная влажность подстилки и воздуха, что при достаточной температуре способствует быстрому прорастанию семян и развитию проростков ели. Видимо, на самых ранних стадиях развития, когда проростки еще не перешли к автотрофному питанию, папоротники улучшают условия развития проростков. Дальнейшему нормальному развитию всходов препятствует низкая освещенность под пологом папоротников. Из-за недостатка света у молодых растений невозможен процесс фотосинтеза с положительным балансом и они отмирают.

Наши данные, полученные в результате эксперимента, поставленного в естественных условиях, вполне подтверждают эти предположения. В свете сказанного выше, попытаемся проанализировать полученные результаты. Слабая корреляционная зависимость между числом всходов и проективным покрытием почвы растениями травяно-кустарничкового яруса на первом году жизни ели (табл. 1) говорит нам о том, что на ранних этапах развития ее всходов травяно-кустарничковый ярус оказывает на них очень слабое воздействие. В ельнике кислично-щитовниковом покров папоротников сначала может оказывать некоторое благоприятное воздействие на возобновление ели. Моховой покров в этом сообществе даже на самых ранних стадиях возобновительного процесса ели влияет неблагоприятно. С увеличением проективного покрытия почвы мхами число проростков ели сильно сокращается. Кислица не оказывает почти никакого влияния на возобновление ели в этом типе леса.

Слабое влияние кислицы в ельнике кислично-черничном можно объяснить, наверное, небольшим количеством растений этого вида. Проективное покрытие почвы кислицей в этом типе леса в среднем составляет 20—25%, редко достигая 40%. В ельнике кислично-черничном в отличие от ельника кислично-щитовникового моховой покров положительно сказывается на прорастании семян и первых стадиях развития проростков ели. Покров из черники в этом типе леса препятствует возобновлению ели. Во второй год отрицательное воздействие черники на сохранность всходов ели в ельнике кислично-черничном усиливается. Моховой покров, по-видимому, тоже начинает угнетать проростки ели, о чем говорит отрицательный коэффициент корреляции. Кислица и во второй год не оказывает какого-либо воздействия на развитие проростков ели в ельнике кислично-черничном из-за своей малочисленности.

В ельнике кислично-щитовниковом на второй год почти все всходы ели погибли. Совершенно очевидно, что причиной этого является наличие мощного покрова папоротников, который сильно повышает интенсивность элиминации всходов ели. В ельнике кислично-черничном, где нижний ярус трав и кустарничков менее плотный, складываются более благоприятные условия для развития всходов ели. В 1966 г. на каждую учетную площадку (0.5×0.5) в ельнике кислично-щитовниковом приходилось по 45 всходов ели, в ельнике кислично-черничном — всего по 22 всхода ели. При повторном учете в 1967 г. мы обнаружили всего один проросток ели на 100 площадках в ельнике кислично-щитовниковом, в то время как в ельнике кислично-черничном на каждой площадке в среднем насчитывалось по одному проростку.

Исходя из данных табл. 2, можно также сделать вывод о том, что в сообществах ельников кислично-черничных южнотаежной зоны складываются более благоприятные условия для сохранности проростков ели, чем в ельниках кислично-щитовниковых.

За сезонной динамикой численности всходов ели можно проследить по данным табл. 4. Из этой таблицы видно, что травяно-кустарничковый ярус влияет на развитие всходов ели во всех изученных типах леса. При удалении нижнего яруса возобновление ели идет почти одинаково в ельниках кисличной и черничной серии. На самых ранних стадиях возобновительный процесс ели почти не зависит от проективного покрытия почвы растениями нижних ярусов. По мере развития проростков ели отрицательная роль трав, кустарничков и мхов увеличивается пропорционально густоте и плотности травяно-кустарничкового полога. Этим, вероятно, можно объяснить неудовлетворительное возобновление ели в наиболее богатых типах ельников и колоссальную элиминацию ее проростков в ельниках черничной серии.

Подводя итоги данной работы, можно сделать следующие выводы о значении нижних ярусов для возобновления ели.

1. Коренные типы лесов существенно отличаются друг от друга по численности и выживаемости всходов ели. Эти различия в основном определяются плотностью и составом нижних ярусов. При благоприятном сочетании температуры и влажности подстилки в урожайные годы во всех типах леса появляется очень большое количество всходов ели.

2. В фазе прорастания семян травы, кустарнички и мхи могут влиять либо положительно, либо отрицательно на возобновление ели. Мощный полог папоротников создает благоприятные условия для прорастания семян ели в ельниках кислично-щитовниковых, главным образом предохраняя верхние слои подстилки от высыхания. Черника в ельниках зеленомошной группы отрицательно влияет на прорастание семян ели, так как не предохраняет подстилку от высыхания. Влияние мхов на прорастание семян проявляется различно в зависимости от типа леса.

В фазе развития всходов ели травы и кустарнички отрицательно влияют на ее возобновление, причем интенсивность и масштабы элиминации всходов в этот период зависят главным образом от структуры нижних ярусов. В структурно сложных ельниках с развитым ярусом папоротников элиминация всходов протекает быстрее, чем в ельниках кислично-черничных со слабо развитым ярусом трав и кустарничков.

ЛИТЕРАТУРА

Абражко В. И. (1968). Водный режим подроста и механизмы конкуренции из-за почвенной влаги в биогеоценозах южной тайги. Автореф. диссерт. Л., БИН. — Богданов Б. П. (1955). Влияние мхов на всходы древесных растений. Тр. Инст. леса АН СССР, 31. — Воронова В. С. (1959). Естественное возобновление под пологом еловых лесов. Тр. Карельск. ФАН СССР, 16. — Гортинский Г. Б. (1964). О факторах, ограничивающих прорастание семян и рост проростков ели (*Picea excelsa* Link) в лесах южной тайги. Бот. журн., 49, 10. — Злобин Ю. А. (1960). Живой покров еловых лесов как фактор естественного возобновления леса. — Иванова Г. М. (1968). Влияние температурного и светового факторов на прорастание семян в сообществах южной тайги. Автореф. диссерт. Ярославль. — Карпов В. Г. (1964). Новые экспериментальные данные о механизме смен лесных сообществ в южной зоне. Бот. журн., 49, 8. — Ли Уэнь-хуа и Сюй Чжень-бан. (1961). О возобновлении ели в некоторых типах лесов южной тайги европейской части СССР. Бот. журн., 46, 2. — Мишнев В. Г. (1958). К динамике возобновления под пологом елово-грабовых дубрав. В сб. научн. трудов Белорусск. лесотехн. инст., 2, Минск. — Морозов Г. Ф. (1928). Учение о лесе. Изд. 4-е. — Ткаченко М. Е. (1911). Леса Севера. Тр. по лесн. опытн. делу в России, 25, ч. 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 IV 1969).

УДК 581.14 : 582.893 (574)(575.1)

Л. Е. Маркова

ЯВЛЕНИЕ МНОГОСТЕБЕЛЬНОСТИ У РАСТЕНИЙ *FERULA ASSA-FOETIDA* L. В ЮГО-ЗАПАДНЫХ КЫЗЫЛКУМАХ

С 2 рисунками

L. E. MARKOVA. MULTICAULINESS IN CERTAIN SPECIMENS OF *FERULA ASSA-FOETIDA* L. (*UMBELLIFERAE*) IN SOUTH-WESTERN KYZYLKUMY

В 1966—1967 гг. при маршрутных поездках по подгорным равнинам Юго-западных Кызылкумов с целью изучения зимней вегетации нами было отмечено большое число 2-, 3-, 4- и даже 5-стебельных растений *Ferula assa-foetida* L.

По данным «Флоры СССР» (1951), *Ferula assa-foetida* — многолетний монокарпик, стебель которого достигает иногда 1 м высоты. В монографии Е. П. Коровина «*Ferula*» (1947) данный вид описывается как одностебельное растение.

Из устных сообщений ряда ботаников Узбекистана — А. И. Введенского, В. А. Бурыгина, И. А. Райковой и И. И. Гранитова явствует, что в природе многостебельных растений *F. assa-foetida* они не встречали.



Рис. 1. 2-стебельный экземпляр *Ferula assa-foetida* L., обнаруженный весной 1967 г. в районе совхоза Кызылча в Самаркандской области.

Для выяснения количества многостебельных экземпляров среди массы одностебельных по маршруту были произведены подсчеты всех растений в адырах и на предгорной равнине вдоль хр. Нуратау на территории совхоза «Кызылча» в Самаркандской области, а также на предгорной равнине в 25 км от поселка Шафрикан в направлении гор Кульджуктау Бухарской области.

Оказалось, что на сотню встретившихся растений 4-стебельных экземпляров было 2, 3-стебельных — 13, 2-стебельных — 18 и 1-стебельных — 67. Таким образом, хотя преобладали одностебельные экземпляры, многостебельные составили все же 33% от общего числа встретившихся растений.

Проведенные промеры показали, что многостебельные растения по ряду внешних признаков (диаметру и высоте стебля, размерам зонтика и характеру плодоношения) почти не отличались от одностебельных.

Появление многостебельности у *Ferula assa-foetida* в вегетационный сезон 1966—1967 гг. могло быть обусловлено обмерзанием верхушечных почек в результате похолоданий в первой декаде февраля (до —15° на почве) и в конце февраля (—10°) при отсутствии в этот период снегового покрова. Это тем более вероятно, что развитие *F. assa-foetida* начинается с середины февраля. По-видимому, из-за низких температур в конце февраля 1967 г. верхушечные почки у начавших расти особей погибли. Уста-

новившаяся с начала марта высокая температура воздуха и почвы дала возможность тронуться в рост боковым почкам, расположенным в пазу-



Рис. 2. 4-стебельный экземпляр *Ferula assa-foetida* L., обнаруженный весной 1967 г. в 25 км от поселка Шафрикан в направлении г. Кульд-жуктау Бухарской области.

хах листьев, в результате чего и сформировались многостебельные растения. Эту причину многостебельности мы считаем наиболее вероятной в силу массовости этого явления в различных районах Южного Кызылкума.

ЛИТЕРАТУРА

Коровин Е. П. (1947). Иллюстрированная монография рода *Ferula* L. — Флора СССР. (1951). XVII.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
Ташкент.

(Получено 22 V 1969).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 576.312.32/.38 : 582.5

Хромосомные числа цветковых растений. Изд. «Наука», Л., 1969 : 1—927. Тираж 3500. Цена 6 р. 92 к.

E. M. LAVRENKO (A REVIEW). CHROMOSOME NUMBERS OF FLOWERING PLANTS, 1969

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР опубликовал мировую сводку по хромосомным числам цветковых (покрытосеменных) растений. Как отмечено на внутренней стороне титульного листа, сводку эту составили З. В. Болховских, В. Г. Гриф, О. И. Захарьева, Т. С. Матвеева при участии Т. В. Александровой, Е. М. Валович, З. В. Галенковской, Л. М. Макушенко и Л. И. Свешниковой; редактор— известный таксономист Ан. А. Федоров. Члены редколлегии — З. В. Болховских (секретарь), Д. В. Лебедев, Т. С. Матвеева. В предисловии указано, что идея создания отечественной сводки по хромосомным числам цветковых растений всего мира принадлежит известному советскому цитологу М. С. Навашину.

Монументальный том в 927 страниц, как указано в предисловии, подводит итог 80-летнему изучению чисел хромосом, содержит более или менее исчерпывающую информацию по видам мировой флоры до 1967 г. и включает около 35 000 видовых названий, относящихся к 272 семействам и 4669 родам. Использована не только огромная литература на многих языках, но и оригинальные неопубликованные сведения о числах хромосом, в том числе примерно для тысячи видов, изученных сотрудниками Лаборатории цитологии Ботанического института АН СССР.

Как известно, до выхода в свет настоящего труда последней сводкой по числам хромосом цветковых растений (не только покрытосеменных, но и голосеменных) являлась книга Дарлингтона и Уайли (C. D. Darlington and A. P. Wylie. «Chromosome atlas of flowerings plants». London, 1955, S. 519).[1] В этой книге содержатся сведения о числах хромосом более чем у 15 000 видов, относящихся к 2500 родам. Таким образом, в отечественной цитотаксономической сводке приводятся данные для видов цветковых растений, количество которых более чем в 2 раза превышает число их в книге упомянутых авторов.

Структура рецензируемого отечественного цитотаксономического (точнее кариотаксономического) справочника такова. Книга начинается с краткого (стр. 3—6) предисловия (на русском и английском языках), в котором сообщаются сведения об основных принципах составления этой сводки и ее композиции. Далее следует основная часть этого труда (стр. 7—727), содержащая сведения о числах хромосом у изученных в этом отношении видов покрытосеменных растений. Семейства, роды в семействах и виды внутри родов расположены по алфавиту. Каждая страница в этой основной части книги разделена на две колонки (левую и правую); в каждой колонке три графы: в первой графе указывается название вида (в большинстве случаев с автором видового бинома), во второй — соматическое число ($2n$) или числа хромосом у данного вида, в третьем — источник сведений (имя автора или авторов и год выхода соответствующей опубликованной работы). Для родов, насчитывающих более 10 видов, цитологически изученных, приведены таблички, дающие представление о количестве видов данного рода, имеющих то или иное число хромосом ($2n$), а также о количестве видов с внутривидовой полиплоидией и с несколькими (разными) числами хромосом. Эти таблички дают некоторое общее представление о количественных закономерностях числа хромосом в пределах рода. Далее приводится обширный список использованной литературы также в двух колонках — на русском языке (стр. 728—745) и иностранных языках с латинским шрифтом (стр. 745—907). Книга кончается алфавитным указателем семейств и родов (стр. 908—926). Приложена таблица «исправлений и опечаток».

Имеются довольно существенные различия в построении основной части настоящей книги и сводки Дарлингтона и Уайли (1955). В работе этих двух авторов, помимо

[1] Эта книга английских авторов посвящена памяти советского ученого академика Н. И. Вавилова.

тех граф, которые имеются и в отечественной сводке чисел хромосом, мы находим еще три графы: в одной из граф для части видов приведены их народные названия на английском языке; в другой — также для части видов указан характер использования соответствующих видов растений и в третьей — для всех видов приводятся обобщенные сведения об их распространении. Наличие обобщенных данных о географическом распространении упоминаемых видов является достоинством книги Дарлингтона и Уайли, а отсутствие этих сведений в рецензируемой отечественной сводке — ее значительным недостатком. Авторы при видовых биномах в английской сводке отсутствуют, что, конечно, является недостатком этого труда. Иной принцип в сводке английских авторов и в последовательности размещения таксонов, а именно — кариологический и таксономический. У Дарлингтона и Уайли виды в пределах рода сгруппированы по основным числам хромосом, а в некоторых политипных родах — по подродам или секциям; роды в рамках семейств — по таксономическому принципу (например, в больших семействах — по подсемействам или трибам и т. д.); семейства — по порядкам, а последние — по «группам» (нечто вроде надпорядков).

Я полагаю (как и авторы рецензируемой сводки), что при современном состоянии кариотаксономии в подобных справочных изданиях более удобен формальный — алфавитный порядок расположения материала, что хорошо аргументировано в предисловии к рецензируемой книге (стр. 3): «. . . непрерывное накопление нового фактического материала нередко вносит коррективы в сделанные ранее теоретические обобщения, касающиеся эволюции хромосомных чисел в пределах тех или иных таксонов. В результате более детальных цитологических исследований меняется представление и о самих основных числах. Все это, а также тот факт, что к настоящему моменту цитологически изучено всего лишь 15% видов мировой флоры, заставляет с особой осторожностью относиться к теоретическим обобщениям такого рода».

В рецензируемом справочнике строго выдержан совершенно правильный принцип полного сохранения родовых и видовых названий, используемых в цитируемых работах, откуда взяты данные о числах хромосом; делались только исправления правописания, если названия родов и видов в литературном источнике были искажены.

В связи с этим следует отметить, что в ряде случаев к литературным сведениям о числе хромосом у тех или иных таксонов следует подходить с некоторой осторожностью, так как не всегда имеется уверенность в правильном определении вида, что при современном состоянии таксономии (различные взгляды на объем вида, сложная синонимика у многих видов и пр.) дело не такое простое. К сожалению, кариотаксономические исследования до сих пор должным образом не стандартизованы. Теперь уже считается необходимым сохранение гербарного экземпляра той особи вида, которая была использована (ее корешки или семена) для определения числа хромосом. Вероятно, эти реликвии кариотаксономических исследований должны храниться в особых гербарных собраниях в центральных гербарных хранилищах тех или иных стран.

Большим достоинством рецензируемой кариотаксономической сводки является хорошо составленная богатая библиография с полными названиями цитируемых работ (без всяких сокращений) и в меру необходимости с минимальными сокращениями названий журналов или сборников.[1] Эта библиография насчитывает около 7000 работ, в том числе 607 работ отечественных авторов. Библиография эта имеет и самостоятельное значение для всех исследователей, интересующихся вопросами общей и особенно таксономической кариологии.

Подобные сводки должны очень точно отражать материал, содержащийся в первоисточниках, и быть безукоризненными в отношении точности набора. При довольно беглом просмотре книги обнаружены некоторые погрешности, не отмеченные в списке «исправлений и опечаток».

В целом книга «Хромосомные числа цветковых растений» — важнейший фундаментльный справочник, которым будут постоянно пользоваться систематики и цитологи растений не только в СССР, но и в других странах.

Е. М. Лавренко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 2 I 1970).

---

[1] В соответствующей библиографии (около 3000 работ) хромосомной сводки цитированных выше английских авторов названия работ не приводятся.

УДК 019.941 : 082.2 : 581 : 001.4 : 581.9 : 581.5 (474.2)

Plant taxonomy, geography and ecology in the Estonian S. S. R. Edit. by L. Laasimer. Publishing house «Valgus», Tallinn, 1969: 1—112. (**Фитотаксономия, география и экология в Эстонской ССР.** Под ред. Л. Лаасимер, 1969).

B. M. MIRKIN (A REVIEW). PLANT TAXONOMY, GEOGRAPHY AND ECOLOGY IN THE ESTONIAN S. S. R. (1969)

Коллектив эстонских ботаников опубликовал (на английском языке) сборник статей к XI Международному ботаническому конгрессу в Сиетле, включив в новое издание серию коротких сводок, отражающих состояние ботаники в республике. Каждая сводка отражает историю исследований по одному из разделов ботаники, современное состояние науки и, кроме того, содержит краткую характеристику объекта исследования. Все это делает сборник удобным справочником для ознакомления с работами эстонских ботаников. Вместе с тем это компактное издание, где читатель найдет краткие сведения о растительности и флоре Эстонии — прекрасно изученного и интересного в ботанико-географическом отношении края.

Предваряя анализ основных статей подчеркнем, что весь сборник написан весьма лаконично, и это дало возможность авторам в небольшой книге с достаточной полнотой изложить широкий круг вопросов.

Сборник открывается статьей **М. Каска** «Флора Эстонской ССР», где дается характеристика 11-томному изданию, осуществленному ботаниками Эстонии. Описывается история создания «Флоры» и вклад в этот труд А. Ваги, Л. Лаасимер, К. Талтса, К. Эйхвальда, Л. Вилиасоо, А. Юксипа, В. Кууска, М. Каска и других ботаников. «Флора» составлена по принципам А. А. Гроссгейма с дополнениями. Сообщаются некоторые сведения о флоре республики — количестве видов (2100), их географических закономерностях и экологическом спектре. В следующей статье **Дж. Эйларт** останавливается на анализе флористических элементов более подробно.

Анализ изученности низших растений Эстонии содержится в статьях **Е. Кукка** (проблемы фикогеографии), **Е. Пармасто** (развитие плодовых тел и спороношение у полипорациевых грибов), **Х. Трасса** (флористическое и фитогеографическое изучение лихенофлоры Эстонии), **К. Каламиза** (микоценологические исследования в Эстонии). Во всех статьях этого раздела книги привлекает умение рассмотреть низшие растения как элемент растительности и взвесить их роль в процессах, обеспечивающих формирование и сохранение растительных сообществ. Каламизу можно возражать по вопросу о необходимости введения нового термина для выражения роли группы грибов в растительном сообществе. Представляется, что понятие синузия, отвергнутое автором, может быть применено и к микоэлементам. По всей вероятности, противопоставление группы грибов синузиям имеет в основе своеобразные взгляды В. В. Мазинга (1969) на объем понятия фитоценоз. Мазинг считает излишним включение в его состав редуцентов-гетеротрофов. Такое понимание ценоза вполне возможно и, быть может, даже целесообразно для подчеркивания его роли как продуцента, энергетического блока экосистемы; однако это явление не может обозначаться термином фитоценоз, за которым исторически (и соответственно лингвистическому значению термина) установилось понятие о совокупности всех растений (автотрофов и гетеротрофов), взаимодействующих в пределах участка территории. Возможно, что автотрофную часть биоценоза следует обозначать как хлорофитоценоз. Однако вовсе нет необходимости считать синузиями только структурные элементы хлорофитоценоза, отвергая принципиальную возможность выделения гетеротрофных синузий. Их относительная «свобода» или, наоборот, прочная связь с какой-либо синузией автотрофных растений имеет свои аналогии в многообразии сочетаний синузий автотрофных растений. В целом же статья А. Каламиза весьма оригинальная и содержит ряд сведений, которые являются новыми для фитоценологии, где грибная синузия много лет была на положении пасынка.

Наиболее сложную и злободневную проблему современной фитоценологии — классификацию растительных сообществ — в сборнике рассматривает **В. В. Мазинг**, известный рядом оригинальных разработок в этой области. В статье приводится схема объектов — уровней геоботанического изучения, которая включает популяции, эколого-фитоценотические группы видов, части морфологической структуры фитоценозов (ярусы, синузии, микрогруппировки), части функциональной структуры фитоценоза (консорции), фитоценозы и стадии их развития, группы и комплексы фитоценозов, зоны растительности, фитогеосферу. Для каждого уровня указаны территориальные (региональные) и типологические единицы, которые могут быть использованы для систематизации информации об объектах. Приветствуя эту схему, трудно удержаться от возражения автору по одному вопросу: несмотря на множественность уровней анализа растительности, вряд ли целесообразно рассматривать фитоценологию не как синоним геоботаники, а как ее часть, изучающую только объекты фитоценотического уровня и противопоставляемую другим наукам, изучающим консорции, синузии и т. д. Если бы на эту точку зрения стали физикогеографы-ландшафтоведы, то им бы соответственно, пришлось говорить о самостоятельном урочищеведении, фациеведении и т. п. Изучение целого немыслимо без анализа его отдельных частей, и если даже их функциональная и пространственная обособленность недостаточно выражены (как и специфика методов их изучения), то вряд ли стоит делить науку на ряд дочерних. Мне

представляется, что говорить о синузиологии и консорциологии по меньшей мере преждевременно.

Мазинг останавливается на понимании эстонскими геоботаниками объема ассоциации, подчеркивая большую роль взглядов Т. Липпмаа, которые во многом определили последовательный экологизм эстонских классификаций. Для дифиниции ассоциаций используются и верные виды-детерминанты и доминанты, причем незначительные нюансы в составе последней группы находят отражение уже не в ассоциациях, а в следующих ступенях деления — социациях. Ассоциация определяется как «тип сообществ, имеющих одинаковую ярусную структуру и сходное флористическое строение, которое сформировано общими условиями среды» (стр. 53). В здравом подходе эстонских фитоценологов к фундаментальной единице классификации растительных сообществ нет ничего общего с формальными операциями — группировкой сообществ по случайному соотношению обилий двух наиболее массовых видов, что, увы, не редкость в нашей геоботанике.

Далее Мазинг пишет о принципах выделения территориальных единиц надфитоценотического уровня и останавливается на вопросах хозяйственной типологии.

Более полно вопросы, связанные с картографированием, характеризует **Л. Лаасимер.** Она показывает направление работ эстонских специалистов в области общего картографирования растительности и составления различных вспомогательных карт для использования в сельском хозяйстве и лесоводстве. Подчеркивается связь работ эстонских картографов с исследованиями лаборатории географии и картографии растительности Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Обзор состояния количественных методов исследования растительности написан **Т. Фреем,** который, как известно, возглавляет это направление и недавно был организатором крупного всесоюзного совещания по применению математических методов к анализу растительного покрова. Кратко реферируются результаты ординации по факторам среды и по сходству между сообществами, итоги анализа межвидовых корреляций, опыта использования ЭВМ для классификации растительных сообществ, результаты математического моделирования процессов трансформации солнечной энергии в системе фитоценоза. Нельзя, пользуясь случаем, не отметить высокой эффективности и оригинальности количественной экологии эстонских ботаников. Ряд разработок Фрея, в особенности понятие поля рассеивания и критерии достоверности индекса Чекановского, в ближайшее время найдут самое широкое применение в практике геоботанических исследований.

К. Порк и Х. Кралль рассматривают вопросы, связанные с теоретическим обоснованием правильного использования и повышения продуктивности естественных и искусственных травостоев сенокосов и пастбищ. Фитоценозы лугов рассмотрены как биологические системы, находящиеся под контролем факторов среды. Порк показывает механизм антропогенной сукцессии при многократном внесении азотных удобрений, подчеркивая роль различных эффектов вторичного характера, которые влияют на структуру лугового травостоя, и в первую очередь роль изменений светового режима. Кралль дает общую картину изменения структуры сеяных лугов при их интенсивном и умеренном использовании.

Сборник завершает статья **Х. Ребассоо** о принципах охраны естественной растительности, которая позволяет судить о той постоянной и плодотворной работе, которая проводится в Эстонии для сохранения ценных ботанических объектов. В этом отношении Эстония занимает, по-видимому, одно из ведущих мест в нашей стране.

Выпущенная издательством «Валгус» книга — свидетельство расцвета ботанической науки в Эстонии, который был подготовлен трудами Т. Липпмаа и его коллег и особенно ощутим в последние годы. Для эстонской ботаники характерны полнота охвата ботанических объектов, современность подходов, тщательность методики, полная осведомленность о достижениях отечественных и зарубежных коллег. Остается выразить сожаление, что только этот коллектив взял на себя почетный и необходимый труд пропаганды достижений советской ботаники на мировом конгрессе. Будем надеяться, что к следующему международному конгрессу подобные сборники будут выпущены в Ленинграде, Киеве, Минске и других научных центрах нашей страны, где проводятся большие работы по изучению флоры и растительности.

ЛИТЕРАТУРА

М а з и н г В. В. (1969). Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности. Рефер. докл. по опубликованным работам на соискание уч. степени докт. биолог. наук. Тарту.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет, г. Уфа.

(Получено 10 XI 1969).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47)581.9+581.524.4+582 : 001.4

ЕВГЕНИЙ МИХАЙЛОВИЧ ЛАВРЕНКО (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И 50-ЛЕТИЮ НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ)

V. D. ALEKSANDROVA AND Z. V. KARAMYSHEVA.
EUGEN MICHAILOVICH LAVRENKO (FOR HIS 70TH BIRTHDAY AND SEMICENTENARY OF SCIENTIFIC WORK)

Успехи геоботаники и ботанической географии в нашей стране за последние 50 лет тесно связаны в ряде их важнейших отраслей с именем Е. М. Лавренко. Развитию многих крупных теоретических проблем ботаникогеографического районирования, истории флоры и растительности Палеарктики (особенно аридных районов области Древнего Средиземья), обзорного картографирования, классификации растительности, структуры растительного покрова (в самых разнообразных ее аспектах и на разных уровнях) и ряда других проблем способствовала не только научно-организационная деятельность Е. М., но главным образом его личный вклад в комплекс наук о растительном покрове Земли.



Е. М. родился 23 (11 по ст. ст.) февраля 1900 г. в г. Чугуеве Харьковской области в семье ветеринарного врача. Гимназические и студенческие годы его прошли в г. Харькове. В 1918 г. Е. М. поступает на биологическое отделение физико-математического факультета Харьковского университета. Наибольшее влияние на его формирование в студенческие годы оказали В. И. Талиев (в области географии растительности), В. М. Арнольди (в области морфологии) и Г. И. Ширяев (в сфере флористики и систематики).

Научную работу в области ботаники Е. М. начал еще в средней школе. Его первое флористическое исследование «К флоре Харьковского уезда» было опубликовано в 1918 г. Свои флористические изыскания Е. М. неутомимо продолжал, будучи студентом Харьковского университета (с 1918 по 1922 г.), а затем аспирантом научно-исследовательской кафедры ботаники при Харьковском институте народного образования (с 1922 по 1925 г.). Одновременно внимание молодого натуралиста привлекали и фитоценотические объекты. Он публикует серию работ о сфагновых торфяниках Харьковской губернии (1921, 1922, 1924, 1927 и др.), о целинных степях (1924 и др.), лесах Донецкого кряжа (1926), о растительности Нижне-Днепровских песков (1926, 1927, 1928); пишет вместе с М. В. Клоковым очерк растительности Донбасса (1924),

создает схему ботаникогеографического районирования Украины (1925), публикует краткий очерк растительности Украины (1927) и т. д.

В 1921 г. Е. М. занимает должность консерватора, а с 1926 г. заведующего гербарием Харьковского ботанического сада; с 1928 г. — заведующего гербарием и отделом геоботаники Украинского института прикладной ботаники. Продолжая печатать работы, содержащие описание отдельных флористических и геоботанических объектов, Е. М. в 1930 г. публикует крупную обзорную работу о растительности Украины с картами ареалов важнейших растений и картой геоботанического районирования Украины. Начиная с 1926 г. выходят из печати его статьи по истории флоры и растительности и проблеме реликтов, из которых особенно выделяется работа о лесных реликтовых центрах между Карпатами и Алтаем (1927, 1930).

В эти же годы, Е. М. ведет педагогическую работу в Харьковском сельскохозяйственном институте (с 1929 по 1930 г. будучи доцентом, а в 1931—1934 гг. в качестве профессора), а также (с 1933 г.) в Харьковском университете (в качестве профессора). Он читает курсы общей ботаники, морфологии и систематики растений, ботанической географии.

В 1934 г. Е. М. принимает участие в обработке некоторых родов сем. *Gramineae* для «Флоры СССР». В 1935 г. выходит в свет 1-й том «Флоры УСРР»; Е. М. — заместитель редактора, автор вводной статьи о ботаникогеографическом районировании (с картой ботаникогеографических районов) и один из основных авторов специальной части этого тома; им описаны 12 семейств, в том числе сем. *Gramineae* (исключая роды *Stipa*, *Poa* и *Diplachne*).

В 1934 г. Е. М. покидает Харьков и переезжает в Ленинград. С этих пор его научная деятельность тесно связана с Ботаническим институтом АН СССР. С 1938 г. он возглавляет отдел геоботаники этого института. В 1935 г. президиум Академии наук СССР присуждает ему ученую степень доктора биологических наук (без защиты диссертации). В эти же годы Е. М. занимает должность профессора на кафедре геоботаники Ленинградского университета и читает там оригинальный курс «Растительность степей и пустынь».

В конце 30-х годов Е. М. написал ряд крупных работ о степной растительности СССР, по истории флоры и растительности, а также работы, посвященные обсуждению теоретических проблем ботанической географии. В эти же годы Е. М. начинает деятельно работать в области обзорного картографирования. Особенно важное значение имела изданная под его редакцией «Карта растительности СССР» масштаба 1 : 5 000 000 (1939). В 1940 г. вышла в свет широкоизвестная монография Е. М. Лавренко «Степи СССР».

В годы Великой Отечественной войны, находясь в Москве, Е. М. участвовал в организации ботанической службы для обороны страны (см. библиографию). Одновременно он продолжал разрабатывать теоретические проблемы геоботаники. Особенно важное значение в этом плане имеет статья «Очередные теоретические задачи советской геоботаники» (1944), намечающая и обосновывающая широкую программу работ по развитию геоботаники в нашей стране.

В 1946 г. Е. М. избирается членом-корреспондентом АН СССР. В 1947 г. выходит в свет созданная под руководством и при участии Е. М. коллективная монография «Геоботаническое районирование СССР». Развитые в этой работе принципы ботаникогеографического районирования были использованы им при проведении районирования Палеарктики (Лавренко, 1948, 1950 и др.). Под руководством Е. М. и при его авторском участии в 40-е, 50-е и 60-е годы в Советском Союзе публикуется большое количество карт растительности СССР, ее крупных регионов, материков и Земного шара.

В эти же годы Е. М. посвящает ряд своих работ изучению экобиоморф степных видов, обоснованию различий понятий комплексности и мозаичности растительности степей (1952 и др.), продуктивности растительного покрова (1955 и др.). Он выдвигает понятие о фитогеосфере, начиная этим серию работ (1949, 1959, 1960, 1965, 1968 и др.) о фитогеосфере и биогеоценозах как ее элементарных единицах и об уровнях организации жизни на Земле.

Все более углубляя и расширяя свои исследования по ботаникогеографическому анализу аридных территорий Евразии и Африки, Е. М. в 50-х и 60-х годах публикует одну за другой ряд работ, содержащих ботаникогеографический анализ аридных территорий, в том числе монографию «Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки» (1962), удостоенную премии Академии наук СССР им. В. Л. Комарова.

С 1950 по 1969 г. Е. М. совершает ряд поездок за границу (в Монголию, Францию, Гвинею, Мали, Польшу, Австрию, Китай, Финляндию) в качестве участника международных ботанических экскурсий и съездов, а также для выполнения решения правительства по оказанию научно-технической помощи социалистическим странам. За научные и научно-общественные заслуги Е. М. награжден орденами Ленина и Отечественной Войны II степени, несколькими медалями, а за помощь в развитии ботаники в Монгольской Народной Республике — монгольской медалью «Дружба».

Е. М. ведет большую научно-организационную работу как в Ботаническом институте АН СССР, так и в качестве члена бюро Отделения общей биологии АН СССР, члена Национального комитета советских биологов, президента Всесоюзного ботанического общества, главного редактора «Ботанического журнала», главы Научного совета АН СССР по проблеме «Комплексное биогеоценологическое изучение живой природы и научные основы ее рационального освоения и охраны», члена президиума научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального исполь-

зования, преобразования и охраны растительного мира» и выполняя ряд других ответственных научно-общественных обязанностей. В 1968 г. Е. М. избирается общим собранием Академии наук СССР ее действительным членом (академиком).

Чтобы раскрыть хотя бы в общих чертах вклад Е. М. в нашу отечественную ботанику, нужно расчленить обширный круг его деятельности на ряд разделов. Таких крупных разделов, или направлений, насчитывается по крайней мере девять: 1) изучение флоры и растительности аридных и субаридных территорий Евразии; 2) ботаникогеографическое районирование; 3) история флоры и растительности; 4) изучение географии видов; 5) картография и типология растительности; 6) вопросы структуры сообществ и комплексное (синтетическое) изучение экобиоморф; 7) учение о фитогеосфере; 8) методики и программы геоботанических исследований; 9) работы по систематике растений.

1. Изучение флоры и растительности аридных и субаридных территорий Евразии

Совершая многократные поездки в разные годы, Е. М. обследовал всю территорию степных и лесостепных районов европейской части СССР, посетил многие районы Кавказа, Прикаспийской низменности; густой сетью маршрутов покрыт им Казахстан (Северный, Центральный и Южный — пустыня Бетпак-Дала, подгорные пустыни Джунгарского Алатау, хребта Кетмень и частично Заилийского Алатау); многократно посещались им многие районы Средней Азии (песчаные пустыни Каракумы и Кызылкумы, подгорные пустыни Узбекистана, горы южной Киргизии и Таджикистана и т. д.); Е. М. совершил несколько путешествий в МНР, где он имел возможность ознакомиться с монгольскими степями и со всеми основными районами пустынь на юге МНР — с Джунгарской, Заалтайской и Алашаньской Гоби (1957); во время поездки в Китай Е. М. изучал степи Барги и равнины Дунбея в Северо-Восточном Китае, пустынные степи в районе г. Ланьчжоу (1959), подгорные пустыни на западе провинции Ганьсу, между Наньшанем и Бейшанем (1966), леса в некоторых субтропических провинциях, саванны на юге провинции Юньнань (1960).

По материалам этих многочисленных поездок Е. М. опубликовал большое количество статей и несколько крупных сводок (см. библиографию), в которых изложение фактического материала всегда сопровождается обобщениями, затрагивающими интересные проблемы флористики и ботанической географии. По существу, на примере растительности аридных и субаридных территорий Е. М. обсуждает все кардинальные проблемы геоботаники: вопросы классификации, географии и динамики растительности, взаимоотношения растений со средой, горизонтальной и вертикальной структуры растительных сообществ, биологической продуктивности и т. д. В последующих разделах более подробно раскрывается значение работ Е. М. по изучению растительности аридных и субаридных территорий в различных ее аспектах. Здесь следует сказать о крупных монографиях Е. М., посвященных анализу степной (1940, 1956) и пустынной растительности (1962). Разработанная им схема ботаникогеографического районирования обширной Евразиатской степной области на широтные (зональные) и меридиональные (провинциальные) подразделения (уточненная в некоторых деталях в последующих работах, главным образом, в отношении восточных районов) принимается большинством ботаников, работающих в степных районах. Данное им определение степного типа растительности (как сообществ с господством микротермных ксерофильных плотнодерновинных растений, преимущественно злаков) является общепризнанным, так же как и выделенные им основные зональные типы степей, господствующие в различных полосах степной области (засушливые разнотравно-типчаково-ковыльные, сухие типчаково-ковыльные и опустыненные полынно-ковыльные).

В работе «Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки» (1962) Е. М. дал ботаникогеографический анализ флоры (на уровне ряда семейств, их внутрисемейственных подразделений, родов и отчасти видов с выделением эндемичных таксонов разного ранга), общий фитоценотический обзор растительности (с указанием господствующих типов и синузиальным анализом последних); большое внимание он уделил выяснению положения этой территории в системе ботаникогеографического разделения Земли. Особенно подробно проанализирована роль некоторых типично пустынных семейств (*Chenopodiaceae*, *Tamaricaceae*, *Zygophyllaceae*) и семейств, связанных с аридными и субаридными территориями (*Liliaceae*, *Ephedraceae*). Большое внимание уделено ботаникогеографическому районированию, обсуждению принятой им схемы районирования и характеристике выделенных подобластей (Центральноазиатской, Ирано-Туранской и Сахаро-Синдской) и провинций. В этой монографии Е. М. обсуждает целый ряд дискуссионных вопросов, в том числе вопрос о времени и месте формирования пустынных флор, о южной границе Сахаро-Синдской подобласти в Африке и т. д.

Вкладом Е. М. в изучение флоры и растительности аридных и субаридных стран являются не только его собственные работы, но и результаты весьма большого количества экспедиционных и полустационарных исследований, организатором, руководителем и консультантом которых он был или является в настоящее время (Экспедиция по полезащитному лесоразведению АН СССР в 1949—1952 гг.; Особая комплексная экспедиция по землям нового сельскохозяйственного освоения СОПС АН СССР в 1954—1955 гг.; Биокомплексная экспедиция Ботанического и Зоологического институтов АН СССР в Центральном Казахстане в 1957—1962 гг., Монгольская сельскохозяйственная экспедиция АН СССР в 1950—1952 гг., Совместная Советско-Монгольская комплексная биологическая экспедиция, начавшая свои работы в 1969 г. и др.).

2. Ботаникогеографическое районирование

Ботаникогеографическое районирование является центральной проблемой широкого круга научных интересов Е. М. Основная идея его концепции районирования, проводимая во всех его работах, касающихся этой проблемы (1930, 1947, 1950, 1962, 1965, 1968 и др.), заключается в том, что «ботанико-географическое районирование должно быть синтетическим, т. е. основываться на признаках как флоры, так и растительности, которые реализуются в едином явлении природы — растительном покрове» (1965 : 126). Ботаникогеографическое районирование Е. М. считает синонимом районирования геоботанического (1942 : 136; 1968 : 46, и др.), что согласуется с широкой трактовкой им геоботаники как науки о растительном покрове (см. ниже). Все созданные им схемы районирования, начиная с самых ранних схем районирования Украины, являются истинно ботаникогеографическими, так как основываются на анализе не только закономерностей растительных сообществ, но и учитывают особенности флоры выделенных регионов, всегда сопровождаются анализом географии отдельных видов и целых ценотических комплексов. Очень широко, особенно в последних работах по районированию, используются точечные карты ареалов эдификаторных или характерных видов для обоснования тех или иных ботаникогеографических рубежей. Большое внимание уделяется истории формирования флоры и растительности, в частности возрасту и центрам происхождения эдификаторных видов господствующих типов растительности.

Вопросы ботаникогеографического районирования отдельных регионов Е. М. всегда решает на фоне районирования всей Палеарктики, тем самым подчеркивая, что районирование не только процесс дробления территории, но и процесс ее объединения. В работах 1930 и 1936 гг. по районированию Украины было указано ее место в разработанной им схеме ботаникогеографического районирования. При районировании Евразиатской степной и Сахаро-Гобийской (Афро-Азиатской) пустынной областей Е. М. всегда подчеркивает те черты флоры и растительности этих территорий, которые позволяют относить их к пустынно-степной группе областей Древнего Средиземья.

Общие принципы районирования и основные единицы районирования были установлены и сформулированы Е. М. в капитальном коллективном труде «Геоботаническое районирование СССР», вышедшем в свет в 1947 г. При районировании СССР в качестве единиц высшего ранга была принята о б л а с т ь, делящаяся на п о д о б л а с т и. Область характеризуется господством на плакорах определенного типа растительности, выделяемого по доминирующей экобиоморфе, а также рядом сопутствующих ему типов растительности, приуроченных к неплакорным условиям существования. Область хорошо отличается флорогенетически, в частности родовым или чаще секционным и серийным эндемизмом эдификаторов и, таким образом, является понятием как флористическим, так и фитоценотическим. В некоторых случаях область совпадает с зоной. На территории Палеарктики Е. М. (1950) выделил 10 ботаникогеографических областей (в том числе две луговые — Североотихоокеанскую и Североатлантическую). Область или подобласти делятся на п р о в и н ц и и, п о д п р о в и н ц и и и о к р у г а.

Провинции могут быть объединены в г р у п п ы п р о в и н ц и й или п о д о б л а с т и. Так, в пределах Евразиатской степной области Е. М. выделяет Европейско-Казахстанскую и Даурско-Монгольскую подобласти, учитывая особенности флоры и имея в виду, что ковыли — эдификаторы первой подобласти — относятся к ряду *Pennatae* из рода *Stipa* (переднеазиатского центра происхождения), а в Даурско-Монгольской подобласти преобладают ковыли из рядов *Capillatae* и *Barbatae* (центральноазиатского центра происхождения). Зональные изменения растительности в пределах области нашли свое отражение в понятии о п о л о с а х (I и II порядков).

Позднее Е. М. обосновал также понятия о д о м и н и о н е и о б ъ е д и н е н и и (группе) д о м и н и о н о в как высших единицах ботаникогеографического районирования (1964, 1968 : 50). Территория Советского Союза отнесена к Голарктическому доминиону, разделенному на два субдоминиона: северный арктически-гумидный — Арктогея (с арктическими, бореальными и неморальными типами растительности) и южный — субдоминион Древнего Средиземья (с аридными и семиаридными типами растительности). Это деление отражает не только климатическую дифференциацию земной поверхности в настоящее время, но и обособленность истории формирования растительности, миграций и эволюции растений на территории этих регионов.

Единицы районирования Е. М. характеризует также определенными закономерностями в вертикальном распределении растительности в горах. Типам вертикальной поясности Е. М. посвятил целый ряд работ (1958, 1964 и др.).

3. История флоры и растительности

Большое место в деятельности Е. М. занимают исследования, относящиеся к истории флоры и растительности Палеарктики, СССР и сопредельных стран. Вопросы истории флоры и растительности увлекают Е. М. еще в ранний «украинский» период; тогда, в статье «Леса Донецкого Кряжа» (1926), анализируя особенности ареалов видов лесных растений, он делает вывод о древности лесов Донбасса. Вопросу о лесных (неморальных) реликтах Е. М. посвящает еще ряд работ: о *Coronilla elegans* Panč. на Украине (1927), о центрах консервации третичных лесных реликтов (работа, изданная

в Брно, 1927). Особенно необходимо отметить статью «Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем» (1930) с картами ареалов и выводами, дающими широкую картину рефугиумов лесных неморальных реликтов на этой территории. К этому вопросу Е. М. возвращался не раз в своих более поздних работах (1938, 1944, 1967 и др.).[1] Серию исследований Е. М. посвящает проблеме генезиса сфагновых болот в пределах степной области (1927, 1936, 1940) и происхождению их бореальной флоры. На основании фитоценотических наблюдений, изучения стратиграфии торфяников и возраста песчаных террас, а также анализа географии видов Е. М. доказал, что это образования не реликтовые, а, напротив, одни из молодых. К вопросу о происхождении некоторых болотных бореальных и отчасти степных элементов во флоре южных горных частей СССР Е. М. обращается в 1956 г. в своей статье «О центральноазиатских горных осоковых болотах и о сибирско-монгольских элементах во флоре Кавказа». Е. М. поднял также вопрос о псаммоэндемизме на юге европейской части СССР и его возрасте (1932, 1936). Его исследования показали, что псаммоэндемы песчаных террас степных рек — по времени возникновения явление послеледниковое и частично современное. Ряд публикаций Е. М. посвятил живо интересовавшему его вопросу о связях между арктической и степной флорой в четвертичный период (1933, 1938 и др.); он выступил с убедительной аргументацией в пользу наличия этих связей в его полемике с Б. Н. Городковым, эти связи отрицавшим.

В 1938 г. Е. М. публикует в книге «Растительность СССР» (том I) большую работу «История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений», в которой им был использован уже применявшийся ранее в его более частных исследованиях комплексный метод анализа проблемы: рассмотрение современной географии видов и их филогенетических связей, учет палеоботанических данных и данных о генезисе ландшафта и истории фауны. В этой работе были намечены и подробно охарактеризованы центры развития флоры СССР, создана эколого-генетическая классификация типов реликтов в пределах СССР, охарактеризованы их рефугиумы, проведена палеореконструкция смен растительности на территории СССР в неогене, в ледниковое время и межледниковые периоды четвертичного времени и в голоцене.

В дальнейшем внимание Е. М. было устремлено на изучение истории растительного покрова Евразиатской степной области и Афро-Азиатской (Сахаро-Гобийской) пустынной области, а также всей Палеарктики. Большое значение в этом плане имела его работа «О флорогенетических элементах и центрах развития флоры Евразиатской степной области» (1942), где на основе анализа большого фактического материала он делает заключение о том, что основные эдификаторы степей Евразии (виды родов *Stipa*, *Agropyron* s. str., *Aneurolepidium*, *Cleistogenes*) принадлежат к средиземным флорогенетическим элементам и только виды родов *Poa*, *Festuca* и *Koeleria*, менее многочисленные во флоре степей Евразии, относятся к средиземно-голарктическому и собственно голарктическому элементу. Более подробно Е. М. проанализировал происхождение одного из основных родов в Евразиатской степной области — рода *Stipa*, выделив первичный и несколько вторичных центров его происхождения (1942). Все эти исследования дали ему возможность отнести Евразиатскую степную область в флорогенетическую группу областей Древнего Средиземья, вопреки распространенному мнению, восходящему к С. И. Коржинскому (1899) и отчасти поддержанному М. Г. Поповым (1931) о принадлежности степной области Евразии к группе «северных или арктобореальных флор». Вопрос о возрасте степной области Е. М. обсуждает и в более поздних своих статьях (1951, 1954, 1965 и др.).

В 1951 г. Е. М. публикует исследование о возрасте выделенных им в 1950 г. областей Палеарктики. Вопрос о генезисе флоры Сахаро-Гобийской гиперксерофитной пустынной области он обсуждает вновь в монографии «Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки» (1962). В 1965 г. выходит из печати программная статья «О некоторых основных задачах изучения географии и истории растительного покрова субаридных и аридных районов СССР и сопредельных стран».

4. Изучение географии видов

География видов растений начала интересовать Е. М. с первых лет его работы в области ботаники. В ряде исследований, выполненных в 20-х годах, он точно выясняет особенности географического распространения редких растений или видов со сложной картиной распространения в тех или иных районах Украины. Таковы его ранние работы: статья 1925 г. о распространении в Харьковской области *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjeg. с точечной картой ареала; статья 1926 г. об уточнении ареала *Luzula silvatica* (Huds.) Gaud. и др. Выяснением локальных особенностей географического распространения отдельных чем-либо примечательных видов Е. М. продолжал интересоваться и позднее: статья о *Digraphis arundinacea* (L.) Trin. на Ферганском хребте (1945); об *Allium monadelphum* Less. и *A. polyphyllum* Kar. et Kir. в Средней Азии (1946); уточнение географического распространения *Populus diversifolia* Schrenk в За-

[1] Как упомянуто выше, Е. М. неморальные реликты между Карпатами и Алтаем считал сначала третичными или межледниковыми (рисс-вюрмскими), но позже пересмотрел вопрос о возрасте этих реликтов и, согласившись с аргументацией Г. Э. Гроссета (развитой последним в ряде работ), отнес их к реликтам времени климатического оптимума среднего голоцена.

алтайской Гоби (1960) и др.; однако уже в конце 20-х годов его внимание начинают привлекать исследования географии широких групп видов, связанные с разрешением важных ботаникогеографических и флорогенетических проблем. Обосновывая опубликованное им в 1927 г. подзональное разделение Украины, Е. М. приводит ареалы ковылей и некоторых других видов растений; с большей подробностью этот же прием осуществлен им в более капитальной работе 1930 г. на ту же тему. В 1933 г. он публикует анализ типов ареалов с аркто-степной, таежно-степной и аркто-альпийско-степной дизъюнкциями в связи с проблемой взаимоотношений между арктической и степной флорами в четвертичный период, а в 1936 г. — ареалы псаммофильных видов и их анализ в связи с исследованием возраста псаммоэндемизма на юге европейской части СССР.

Упомянутые работы положили начало широкому применению им метода использования данных современного географического распространения растений для установления ботаникогеографических рубежей и выяснения истории флоры и растительности. Начав в 20-х годах свою работу по выявлению ареалов, Е. М. продолжает ее по сие время. Им публикуются работы, в которых приводятся карты точечных ареалов степных и пустынных видов, основанные на строго проверенных данных — его личных сборах и изучении гербарного материала в разных хранилищах.

Примером подобной работы может служить статья об ареалах некоторых центральноазиатских и северотуранских видов пустынных растений в связи с вопросом о ботаникогеографической границе между Средней и Центральной Азией, опубликованная в 1963 г. Изучая географию видов, Е. М. разрабатывает типологию последних по характеру их ареала, что используется им для анализа ботаникогеографических закономерностей растительного покрова и его истории (1930, 1933, 1936, 1938, 1940, 1942, 1944, 1946, 1949, 1951, 1956, 1957, 1960, 1962, 1963, 1965, 1966, 1967, 1968, 1969 и др.). В 1964 г. Е. М. печатает в «Физико-географическом атласе Мира» (1964) статью «Ботаникогеографические доминионы и ареалы растений» и (при участии А. И. Толмачева и др.) ареалы растений Азии, Северной Америки, СССР. Подобные материалы, относящиеся к географии растений отдельных материков и всей Земли, печатались им и раньше в статьях и картах, составленных для Большой Советской Энциклопедии (БСЭ).

5. Картография и типология растительности

Вклад Е. М. в картографирование растительности исключительно велик. Им опубликовано большое количество карт, составленных или лично им или коллективом авторов под его руководством и при его личном участии на основе разработанных им принципов. В 1936 г. издана составленная им «Схематична карта природної рослинности УСРР» м. 1 : 4 500 000 (врезка на карте: «Фізична карта УСРР» м. 1 000 000, Харків, 1936); в 1937 г. опубликованы «Карта растительности европейской части СССР» м. 1 : 7 500 000 и «Карта растительности СССР» м. 1 : 15 000 000 в «Большом советском атласе Мира» (совместно с А. П. Ильинским и др.); в 1939 г. — «Карта растительности СССР» м. 1 : 5 000 000 (совместно с Б. Н. Городковым и др., под ред. Е. М.); в 1947 г. — «Карта растительности СССР» м. 1 : 28 500 000 (совместно с Б. К. Шишкиным в «Большой Советской Энциклопедии»); в 1948 г. — «Карта растительности Западной Европы» м. 1 : 8 500 000 (совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской, под ред. Е. М. в кн.: Б. Ф. Добрынин «Физическая география Западной Европы»), «Карта растительности Мира» на 4 листах м. 1 : 20 000 000 (совместно с А. П. Ильинским и др., под ред. Е. М.) и «Карта растительности СССР» на 4 листах м. 1 : 5 000 000 (учебная — для средней школы); в 1949 г. — «Карта растительности Европейской части СССР» м. 1 : 2 500 000 на 4 листах (совместно с В. Н. Андреевым и др., под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы); в 1952 г. — под редакцией и руководством Е. М. «Карта растительности Африки» с подробной легендой (в кн.: А. С. Барков «Физическая география. Африка», 1953); в 1954 г. — «Геоботаническая карта СССР» м. 1 : 4 000 000 на 8 листах (совместно с Б. Н. Городковым и др., под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы); в 1955 г. — «Карта растительности Зарубежной Азии» под ред. и руководством Е. М. (в кн.: «Зарубежная Азия», 1956); в 1957 г. — «Карта растительности Средней Азии» м. 1 : 1 000 000 на 16 листах+1 лист легенды (совместно с Л. Е. Родиным и др., под общей ред. Е. М.); в 1960 г. — «Карта растительности Северного Казахстана» м. 1 : 1 500 000 (под руководством и общей ред. Е. М.). В настоящее время составляется под общим руководством Е. М. «Карта растительности европейской части СССР» м. 1 : 2 500 000. К важнейшим из перечисленных карт Е. М. организовал составление объяснительных текстов с изложением принципов составления и характеристикой (особенно подробной в книге «Растительный покров СССР», 1956, под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы) типологических единиц растительного покрова, показанных на картах, и общих закономерностей их распределения. В приведенном выше перечне не упомянут целый ряд карт, опубликованных в БСЭ (2-е изд.) и других изданиях, в которых Е. М. принимал участие как составитель или редактор и консультант. Кроме того, им опубликовано большое количество статей, содержащих изложение принципов составления карт растительности мелкого и среднего масштаба, и сводки об обзорных картах растительности.

Из перечисленных карт особенно большое значение имела «Карта растительности СССР» м. 1 : 5 000 000,[1] так как при ее составлении Е. М. сформулировал те принципы

[1] Эта карта сначала составлялась под руководством Ю. Д. Цинзерлинга; после его смерти была закончена, оформлена и издана под редакцией Е. М. Лавренко.

геоботанического картографирования, которые легли в основу всех карт, вышедших под его редакцией, и карт других авторов, составленных по тем же методам (см. 1968 : 45—46). В статье (1940), посвященной изложению принципов составления этой карты, Е. М. пишет: «. . . наша „Карта растительности СССР“ в масштабе 1 : 5 000 000 построена в основном по типологическому принципу. На этой карте показано распределение на территории СССР тех или иных типологических (классификационных) единиц растительности. В этом отношении настоящая карта отличается от всех ранее опубликованных обзорных карт растительности России и СССР, построенных по смешанному районно-типологическому принципу» (1940 : 50—51). Ясно, что при такой исходной концепции, разработка типологии (классификации), особенно в отношении таксономических единиц высших рангов, имела для картографирования растительности кардинальное значение. Принципы типологии были опубликованы Е. М. в монографии «Степи СССР» (1940), а затем в ряде других работ (1947 : 9—11; 1954 : 157—165; 1959 : 61—63 и др.). Е. М. развил дальше те взгляды, которые были им изложены еще в 1930 г. в работе «Нарис рослинности України», где он высказал положение, что при классификации растительности должны приниматься во внимание одновременно три группы признаков: 1) флористические, 2) экологические и 3) фитосоциальные (стр. 75). Понятие о типе растительности как основной единице высшего ранга, исходя из этих принципов, было обосновано в 1940 г. и кратко сформулировано так: «тип растительности определяется в основном по эколого-биологическим свойствам ценообразователей (господствующих растений в ценозе, или эдификаторов») (1947 : 10). Формации и ассоциации выделялись им по признакам доминирования того или иного вида (видов) в эдификаторной синузии (подробнее о выделении этих единиц в смысле Е. М. Лавренко см. его работы 1959 : 61—62; 1968 : 50—60). Последовательное применение этого подхода, который Е. М. назвал «физиономически-экологическим» (1959 : 63), позволило выделять в качестве единиц высшего ранга типологические единицы, имеющие ландшафтное значение, такие, как степи, луга, саванны и т. п. (1940 : 54), вместо отвлеченных понятий «Herbosa», «Lignosa» и т. п. в духе Брокман-Ероша и Рюбеля, пропагандировавшихся В. В. Алехиным и некоторыми другими фитоценологами. Наиболее разработана Е. М. система высших единиц степной растительности (1940, 1954 и др.). Большую роль сыграло также использование им для целей классификации понятия зональной растительности (Сибирцев, 1900; Пачоский, 1915; Алехин, 1915), приуроченной к плакорным местообитаниям (Высоцкий, 1909, 1927 и др.) с суглинистыми почвами. Идеи плакорности, доминирования и выделения в качестве руководящего признака эколого-биологических свойств господствующих растений в эдификаторной синузии получили широкое распространение среди советских геоботаников и на их основе было написано много работ и составлен целый ряд карт растительности различных регионов нашей страны.

6. Вопросы структуры сообществ и комплексное (синтетическое) изучение экобиоморф

Вопросы структуры сообществ привлекали внимание Е. М. главным образом в связи с проблемой эдификаторов, которой он придавал большое значение. Термин «эдификатор» (édificateur), т. е. строитель, предложенный Браун-Бланке и Павийяром (1922 г.) для обозначения основных строителей ценоза и введенный в русскую литературу Г. И. Поплавской и В. Н. Сукачевым (1924 г.), Е. М. широко использует в смысле, близком к понятию «доминант», употреблявшимся А. Я. Гордягиным (1922 г.). Е. М., придавая большое значение изучению эдификаторов растительных сообществ, неоднократно выступал в печати с изложением программы их изучения. Особенно большое внимание он уделял изучению подземных органов растений в степных сообществах, где надземные части растений нередко несомкнуты.

В 1935 г. Е. М. публикует наблюдения над корневой системой псаммофитов Нижнеднепровских песков с зарисовками корневых систем и предлагает свою классификацию ризотипов, основанную на принципах, развитых Г. Н. Высоцким. В статьях «К методике изучения подземных частей фитоценозов» (1947) и «Наблюдения над предзимним состоянием и корневой системой некоторых растений Южной Киргизии» (1950) Е. М. дает обзор материалов об изучении подземных органов растений; он рекомендует применявшуюся им методику, сопровождая эти статьи своими зарисовками подземных частей растений как в вертикальной, так и в горизонтальной проекциях.

В 1955 г. Е. М. публикует статью о программе изучения как надземной, так и подземной фитомассы; в другой статье, напечатанной в том же году, которую Е. М. написал совместно с В. Н. Андреевым и В. Л. Леонтьевым, помещена сводка всех имевшихся для СССР к тому времени данных по валовой фитомассе и продуктивности сообществ по зонам.

Подробные полевые наблюдения Е. М. Лавренко над надземной и подземной структурой растительных сообществ аридных районов вылились в серию статей, посвященных изучению явлений комплексности и мозаичности в растительном покрове (1951, 1952 и др.). В результате этих исследований Е. М. дал (1951 : 192; 1952 : 40 и др.) объективный критерий для различения мозаичности и комплексности. Он предложил считать мозаичностью такую структуру растительного сообщества, когда наблюдается постоянное взаимодействие (особенно в подземной части) между растениями, слагающими разные (соседствующие) микроценозы (элементы мозаики). При наличии же комплексности «контакт между растениями различных фитоценозов или их фрагментов

наблюдается только в пограничных участках, а большая часть компонентов соседних фитоценозов не соприкасается и существует в различных условиях местообитания» (1959 : 31). Критерий, предложенный Е. М., чрезвычайно полезен при анализе структуры растительного покрова в сложных случаях, например в тундре, на болотах и т. п.

Е. М. написал большое количество программно-методических работ об изучении структуры растительных сообществ. Особенно большое внимание он обращает на необходимость каузального изучения экобиоморф эдификаторов растительных сообществ, механизмов их взаимодействия с другими компонентами сообществ, их морфолого-экологических и физиологических особенностей, позволяющих им быть главными строителями в фитоценозах.

Понятие экобиоморф в применении к типологии растительности, так же, как и при проведении ботаникогеографического районирования и создания карт растительности, является чрезвычайно важным, центральным понятием всей концепции Е. М. В отличие от весьма распространенных физиономических (морфологических) классификаций (Brockman-Jerosch u. Rübel, 1912 г.; Алехин, 1938, 1944 г.; Цинзерлинг, 1938 г.; Быков, 1957 г. : 324—325; Fosberg, 1961 г.; Küchler, 1967 г., и др.), в которых при выделении высших таксономических единиц используются жизненные формы (биоморфы), Е. М. предложил классификацию, основывающуюся на эколого-физиономическим принципе и использующую понятие об экобиоморфе. Определяя это понятие, Е. М. пишет, что для целей познания растительных сообществ большое значение имеет изучение экобиоморф, т. е. типов растений, установленных не только на основе учета их структурных особенностей, но также и их эколого-физиологических свойств, показывающих их отношение к ведущим факторам среды (Лавренко и Свешникова, 1968). Использование экобиоморф при классификации обусловило бо́льшую естественность единиц высшего ранга, чем в указанных выше физиономических (морфологических) классификациях. Особенно глубоко разработан этот вопрос для степного типа растительности.

Вначале, при классификации экобиоморф степных растений, Е. М. учитывал их отношение к фактору увлажнения (1940, 1954 : 160—161) и дал дробное подразделение экотипов по отношению к этому фактору (эвриксерофит, эвксерофит, мезоксерофит, гиперксерофит и т. д.). Затем он ввел и температурный фактор (см. выше определение степного типа растительности).

В 1941 г. Е. М. в статье «О взаимоотношениях между растениями и средой в степных фитоценозах» ставит целый ряд проблем изучения экобиоморф степных растений; эти же вопросы обсуждаются в статьях, посвященных задачам советской геоботаники и программе биокомплексных исследований (1943, 1944, 1959, 1961 и др.). Исходя из этих задач, Е. М. организовал комплексное (синтетическое) изучение экобиоморф ксерофильных степных дерновинных злаков (*Festuca sulcata* s. l., *Koeleria gracilis*, *Stipa capillata*, *S. rubens*, *S. kirghisorum*, *S. orientalis*, *S. lessingiana*, *S. sareptana*, *Agropyron desertorum* и некоторых других). Исследования проводились в подзонах типчаково-ковыльных и полынно-ковыльных опустыненных степей на стационарах Биокомплексной экспедиции Ботанического и Зоологического институтов АН СССР, работавших с 1957 по 1962 г. в Целиноградской и Карагандинской областях Казахстана. Результаты этих работ частично уже опубликованы в «Материалах Казахстанской конференции по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения» (1961), в ряде статей (Лавренко и Свешникова, 1965 и др.) и в серии «Биокомплексные исследования в Казахстане» (вып. 2, 1969 г.).

7. Учение о фитогеосфере

Во всех своих работах, касающихся изучения растительности (как в ее прошлом, так и в настоящем), Е. М. рассматривал ее в связи с элементами ландшафта. В своих ранних исследованиях он посвятил много внимания изучению почв: в 1927 г. он публикует работу «Почвоведение и геоботаника», в 1930 — «Некоторые наблюдения над корой выветривания в Провальской степи в Донецком Кряже», а в 1936 г. — составленную коллективно почвенную карту УССР м. 1 : 4 500 000 (врезка на карте «Фізична карта УСРР» м. 1 : 1 000 000, Харків, 1936); в 20-х и в начале 30-х годов он много занимался изучением стратиграфии торфяников. Как уже говорилось выше, свои выводы о флорогенезе растительного покрова Е. М. связывал с реконструкцией палеоландшафтов, с материалами о палеофауне и т. п. Не случайно, что он занялся разработкой вопросов взаимодействия живой и косной природы в более широком масштабе, развивая идеи В. И. Вернадского о биосфере и В. Н. Сукачева о геоценозах (позднее названных Сукачевым биогеоценозами). В 1945 г. Е. М. публикует статью «Значение биогеохимических работ акад. Вернадского для познания растительного покрова Земли», а в 1948 г. в статье, написанной совместно с В. Б. Сочавой, «Проблема закономерностей географического распространения растительного покрова на предстоящем Всесоюзном ботаническом съезде» излагает программу своего доклада на этом съезде под названием «О фитогеосфере и ее положении в системе земных оболочек». В 1949 г. в сборнике «Вопросы географии» (№ 15) появляется статья «О фитогеосфере», где Е. М., излагая историю представлений о геосферах или земных оболочках и предлагая оставить термин «биосфера» в том широком объеме, который ему придал В. И. Вернадский, выдвигает понятие о «фитогеосфере» как «особой геосферы основного средоточия жизни» («область концентрации жизни» — по выражению В. И. Вернадского).

«Под фитогеосферой — пишет Е. М. — я понимаю не только совокупность живых существ (растений и животных), но и ту среду (твердую, жидкую и газообразную), которая насыщена жизнью. . . Единицей расчленения фитогеосферы поверхности суши является биогеоценоз, понятие о котором разработано В. Н. Сукачевым» (1949 : 59).

Вопрос о фитогеосфере, а также об уровнях организации жизни на Земле Е. М. поднимает снова в 1963 г. в своей подробной рецензии на книгу К. М. Завадского «Учение о виде» и развивает в статье «Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова» (1964, 1965); в этой статье он обосновывает выделение шести уровней организации органического мира: 1) молекулярного, 2) клеточного, 3) организменного, 4) видового, или популяционновидового, 5) биоценотического, или мультипопуляционного, и 6) уровня «слоя живого вещества» (по выражению Вернадского), который Е. М. предложил назвать «биостромой» (1964 : 45), использовав термин, употреблявшийся Г. Н. Высоцким. Слой, образованный живым веществом населяющих Землю растений, Е. М. предложил, следуя в этом Высоцкому (1925 г.), назвать «фитостромой», в отличие от биокосного образования — фитогеосферы (см. также Лавренко, 1968 : 46).

Биогеоценозы как единицы расчленения фитогеосферы служат объектом анализа Е. М. и предметом разработанной им совместно с Н. В. Дылисом программы их изучения (1967, 1968). В них Е. М. дает следующее определение понятия биогеоценоза, построенное несколько иначе, чем это делал В. Н. Сукачев в своих трудах. Е. М. пишет: «биогеоценоз — биокосная система, осуществляющая с помощью своих живых компонентов запасание и трансформацию энергии и биологический круговорот веществ; система, обладающая в пределах занимаемого ею пространства более или менее гомогенной или гомогенно-мозаичной структурой как в своей косной, так и живой (биоценотической) части» (1968 : 162). В той же работе 1968 г. содержится также отличное от В. Н. Сукачева представление о фитоценозе: «под фитоценозом следует разуметь всю растительную часть биогеоценоза, начиная от высших фотосинтезирующих растений и кончая редуцирующими микробами в почве» (стр. 162—163). Таким образом, «микробоценоз» не выделяется как особая часть биогеоценоза, но включается в понятие фитоценоза, причем Е. М. акцентирует особое внимание на важности изучения деятельности редуцентов в осуществляемом с помощью фитоценоза биологическом круговороте веществ биогеоценоза. В своей статье 1968 г. «Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР», написанной в соавторстве с Н. В. Дылисом, Е. М. излагает широкую программу изучения сухопутных биогеоценозов в нашей стране.

8. Методики и программы геоботанических исследований

Большое влияние на развитие отечественной геоботаники оказывают публикации Е. М. по методическим проблемам и работы, в которых подводятся итоги геоботанических исследований и обсуждаются программы их дальнейшего развития. Уже в 30-х годах Е. М. участвовал в составлении ряда методических пособий (1930, 1932, 1938 и др.). В 1944 г. (1944 : 18) им было намечено издание «Полевой геоботаники», и, как мы знаем, это издание было осуществлено. Кроме того, Е. М. публиковал ряд методических указаний по проведению геоботанических исследований в связи с работами по полезащитному лесоразведению, по изучению биокомплексов (1952, 1959, 1960) и т. д.

Неоднократно Е. М. выступал в печати со статьями, посвященными обсуждению общих задач геоботаники (1932, 1943, 1944, 1945, 1950, 1951, 1960, 1965, 1967 и др.). Эти задачи всегда ставились им широко, охватывая большой комплекс проблем, что нашло отражение в определении объема науки геоботаники, сформулированном им в недавно опубликованных обзорных статьях. «Геоботаника изучает растительный покров Земли в связи с условиями среды, или, иначе говоря, во взаимосвязи с остальными компонентами физико-географической оболочки Земли» (1960 : 192). В работе 1967 г. (Лавренко и Свешникова, 1967 : 41—42) Е. М. еще более отчетливо обосновал широкое толкование геоботаники: «Ареалы видов растений или иных таксономических единиц, а также флоры, т. е. совокупности видов, населяющих ту или иную территорию, составляют объекты изучения флористической географии растений, экобиоморфы — экологической географии растений, растительность и составляющие ее растительные сообщества — фитоценологии. При изучении ареалов растений и флор, экобиоморф и растительных сообществ уделяется внимание их типологии, связи с условиями существования, географическому размещению, динамике и истории. В фитоценологии, кроме того, большое значение имеет изучение взаимоотношений между растениями в сообществах. Всю эту совокупность наук, между которыми имеются весьма тесные связи, обычно называют геоботаникой».

Это определение соответствует тому употреблению термина «геоботаника», которое мы видим у русских классиков этой науки, и отличается от определения А. П. Шенникова, считавшего геоботанику синонимом фитоценологии.

Е. М. не раз выступал с программными статьями по ряду вопросов, имеющих большое значение в нашей науке, о чем уже говорилось выше: об изучении биологической продуктивности, подземной структуры фитоценозов, процессов видообразования в природе, географии видов и флорогенетических связей, по проблеме реликтов и по ряду других проблем геоботаники и флористики. Особенно нужно отметить статьи, в которых Е. М. подчеркивает необходимость изучения основных формаций, господствующих в растительном покрове нашей страны, приводит планы монографий, посвя-

щенных этому вопросу и перечень видов, составление ареалов которых является первоочередной задачей (1968).

Большое организующее значение имели статьи Е. М. в связи с координацией ботанических исследований. Примером может служить его статья о координации ботанических исследований в Казахстане (1955). Эта статья содержит в весьма лаконичной форме подробнейшим образом изложенную информацию о деятельности научных ботанических учреждений Казахстана; в ней дается критический анализ их деятельности и указываются задачи дальнейшей работы с конкретными советами по каждой проблеме. Подобного рода статьи, так же как широкое участие Е. М. в научно-общественной жизни страны, в научных советах и обществах, имели и имеют большое влияние на развитие многих разделов ботанической науки в нашей стране.

9. Работы по систематике растений

Свою работу в области ботаники Е. М. начал с исследований, относящихся к флористике и систематике растений. Описания новых таксонов, выяснение систематического положения тех или иных видов, относительно которых существовали запутанные ссылки в литературе или сомнительные определения в гербарии, уточнение ареалов редких видов — по всем этим вопросам Е. М. опубликовал большое количество работ, начиная с 1918 г. Как уже упоминалось, в 1934 г. во II томе «Флоры СССР» опубликованы описания родов *Arundo* L., *Melica* L. и *Phragmites* Adans., выполненные Е. М. (последний род в соавторстве с В. Л. Комаровым), в 1935 г. в I томе «Флори УСРР» его обработки 12 семейств (в том числе злаков), а в 1940 г. во II томе академической «Флори УРСР» — обработка сем. злаков флоры Украины.

В числе описанных им видов — *Koeleria talievii* Lavr. (Фл. УРСР, II, 1940 : 215), *Melica canescens* (Rgl.) Lavr. (Фл. СССР, II, 1934 : 344, 752), *Erysimum krynkense* Lavr. (Index Hort. bot. charjk., 1925) и другие, ряд разновидностей различных видов р. *Melica*. Интересовался Е. М. внутривидовой систематикой степных злаков. Им описан ряд новых разновидностей *Agrostis syreistschikovii* P. Smirn. (var. *mutica* Lavr., var. *aristata* Lavr., var. *pallida* Lavr., var. *latifolia* Lavr. см. Фл. УРСР, II. 1940 : 153) и др.

Е. М. неоднократно подчеркивал необходимость базировать исследования не только на гербарном материале, но и на изучении популяций таксонов в природе и на применении эксперимента. Пример такого исследования был им дан в статье, опубликованной в 1923 г. и касающейся гибрида *Centaurea orientalis*×*scabiosa*. К вопросу о методах изучения процессов видообразования Е. М. неоднократно возвращался в своих позднейших работах (1953, 1965 : 1263 и др.).

В честь Е. М. назван ряд видов: *Agropyron lavrenkoanum* Prokud., *Rosa lavrenkoi* Sumn., *Medicago lavrenkoi* Vass., *Viola lavrenkoana* Klok., *Thymus lavrenkoanus* Klok., *Centaurea lavrenkoana* Klok.

Объем данной статьи не позволяет остановиться более подробно еще на нескольких разделах, которым Е. М. уделял также большое внимание. К числу их необходимо отнести вопросы охраны природы, которым Е. М. посвятил большое количество статей (начиная с 1927 г.), а также программу-инструкцию по организации охраны ботанических объектов (совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской, 1969).

Е. М. написал массу рефератов, рецензий и критических статей с анализом опубликованных русских и зарубежных работ. Большое количество статей Е. М. посвятил русским и советским ученым и оценке их роли в развитии отечественной науки.

Вся деятельность Е. М., пятидесятилетие которой мы отмечаем, представляет пример бескорыстного, неутомимого служения науке и своей родине. Его работа всегда была тесно связана с народнохозяйственными задачами, из которых можно упомянуть такие крупные государственные задания, как освоение целинных и залежных земель, изучение противоэрозионных мероприятий в субаридных районах, учет и районирование природного растительного покрова как мощной производительной силы нашей страны.

Нельзя не упомянуть о личных качествах Е. М. — его исключительной скромности при неизменной доброжелательности и внимании к другим. Характерно, что в отделе персоналий в нашей периодической литературе почти каждый год можно найти его статьи. Он никогда не жалеет времени, чтобы отметить в печати юбилей своего товарища, помянуть ушедших от нас ученых. Е. М. всегда выступает с поддержкой нового в науке, он неуклонно стремится к выдвижению молодежи, и молодые ботаники неизменно находят у него поддержку и помощь. Е. М. воспитал большое количество учеников и создал свою школу в советской геоботанике.

Пожелаем Евгению Михайловичу еще многие годы продолжать свою неутомимую творческую деятельность в области дальнейшего развития тех широких отраслей ботаники, в которые он уже внес так много за последние десятилетия.

В. Д. Александрова и З. В. Карамышева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Е. М. ЛАВРЕНКО [1]

1918

К флоре Харьковского у. Бюлл. Харьковск. общ. любителей природы, 2—3 : 28—30.

1921

Сфагновые торфяники Харьковской губернии. В кн.: Дневник 1-го Всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде в 1921 году. Пг., 3 : 25.

[Реферат]. Угринский К. А. Список более редких растений, собранных в Волчанском у. Харьковской г. в 1916—1917 гг. Синельниково, изд. автора (1918). Укр. бот. журн., 1, 1—2 : 51—52.

[Реферат]. Угринский К. А. Указатель литературы по флоре сосудистых растений Харьковской губернии. Изв. Лисичанск. музея, 1, 3 (1921). Укр. бот. журн., 1, 1—2 : 52.

1922

Болота Харьковской губернии. Сельскохозяйств. жизнь (Купянск), 4—8 : 13—26.

Ботанический семинар при Харьковском Ботаническом институте. Наука на Украине, 3 : 253.

Сфагновые торфяники Харьковской губернии. Вестн. торф. дела и сельскохозяйств. использования болот, 1—2 : 23—29, 4 рис., 1 карта, нем. резюме.

Festuca rubra L. var. *cretacea* Lawrenko. Бот. матер. Гербария Гл. бот. сада РСФСР, 3, 2 : 5—8.

1923

Гибрид *Centaurea orientalis*×*scabiosa* в южной России. Бот. матер. Гербария Гл. бот. сада РСФСР, 4, 5 : 33—38.

[Реферат]. Танфильев Г. И. Очерки географии и истории главнейших культурных растений. Одесса, ГИЗ Украины. (1923). Вісн. с.-госп. науки, 2, 1—2 : 39—40.

1924

Ботанічний семінар при Харківському Ботанічному Інституті. Укр. бот. журн., 2 : 92—93. (Совместно с Л. Шкорбатовым).

До флори Кременчуцького повіту Полтавщини та Олександрійського Херсонщини. Укр. бот. журн., 2 : 37—39.

Нахождение *Equisetum maximum* Lam. в Харьковской губ. Вісник Київськ. бот. саду, 1 : 41—43.

Про сучасний стан Кочиновського степу (Куп'янського пов. на Харківщині). Укр. бот. журн., 2 : 64—65.

Растительность озера Змиевского Лимана, Харьковской губ. Природа и охота на Украине, 1—2 : 269—287, 2 рис., библ. 10 назв. в подстр. прим.

Рослинність Донбасу. (Ботаніко-географичні досліди на південно-східній Україні за останні роки). Червоний шлях (Харьков), 8—9 : 193—212, 8 рис. (Совместно с М. В. Клоковым).

Сучасний стан гербаріїв Харьківського Ботанічного Саду. Укр. бот. журн., 2 : 86—87.

[Реферат]. Ботанические материалы Гербария Главного ботанического сада РСФСР, 2, 1—48 (1921). Укр. бот. журн., 2 : 74—75.

[Рецензия]. Тутковський П. А. Кавказька красуня азалея на Україні, її минуле, сучасне та майбутність. Наука на Украине, 4 (1922). Укр. бот. журн., 2 : 77—78.

Materialy po izučeniju bolot Charcovskoj gubernii. I. Kljukvennoe boloto v okrestnostjach goroda Charcova. Práce Morav. přirodovêd. spol., 1, 7 : 315—330, 3 табл., франц. резюме. (Совместно с Г. Ширяевым).

1925

Ботанико-географические исследования между р. Миусом и р. Кальмиусом. (Материалы для ботанико-географического районирования). Ростов н/Д. : 1—46. (Тр. с.-х. опытн. учр. Дона и Сев. Кавказа. Приазовск. опытн. с.-х. станция).

Новые данные к флоре Харьковской губернии. Список редких растений. Тр. Харьковск. общ. испыт. природы, 50, 1 : 26—33.

Про умови, в яких росте на Харківщині, в околицях с. Зміївського лиману, *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjegin. Вісті Харківськ. с.-госп. ін-ту, 2—3 : 22—30, 4 рис., библ. 14 назв. в подстр. прим. (Совместно с Д. Г. Виленским).

Erysimum krynkense E. Lavrenko sp. nova. В кн.: Index seminum, quae Hortus botanicus charjkoviensis pro mutua commutatione offert. Харьков : 7.

---

[1] Списки составили К. Б. Архарова и Д. В. Лебедев.

Inula sabuletorum Czern. in herb. В кн.: Index seminum, quae Hortus botanicus charjkoviensis pro mutua commutatione offert. Харьков : 7—8.

1926

Леса Донецкого кряжа. Почвоведение, 3—4 : 49—66, библ. 30 назв. в подстр. прим.

Опис де-яких нових видів з України. Укр. бот. журн., 3 : 15—21, библ. 4 назв. в подстр. прим. (Совместно с М. В. Клоковым и М. И. Котовым).

Про знахід *Luzula silvatica* (Huds.) Gaud. в околицях м. Харкова. Вісті Харківськ. с.-госп. ін-ту, 6 : 103—106, 1 рис., библ. 6 назв. в подстр. прим., нем. резюме.

Растительность Нижне-Днепровских песков по исследованию 1925 года. Бюлл. почвоведа, 1 : 39.

Рослинність Нижнедніпровських (Олешківських) пісків та південного району, що з ними межує (по дослідженню 1925 року). Матеріяли по дослідженню грунтів України, 1 : 126—221, 4 вкл. л., 7 рис., 1 карта, нем. резюме. (Совместно с А. Прянишниковым).

Условия обитания в Харьковской губ. *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjeg. В кн.: Дневник Всесоюзн. съезда ботаников в Москве в январе 1926 года. М. : 47. (Совместно с Д. Г. Виленским).

Conspectus criticus florae provinciae Charkoviensis. Pars 1. *Pteridophyta*, [*Gymnospermae*] et *Monocotyledones*. Brno : 1—65, библ. 118 назв. (Совместно с Г. Ширяевым. Ротапринт).

Notula ad diagnos. *Erysimum krynkense* E. Lavrenko (in Index seminum, quae Hortus botanicus charjkoviensis pro mutua commutatione offert, 1925, p. 7). В кн.: Index seminum, quae Hortus botanicus charjkoviensis pro mutua commutatione offert. Харьков : 7.

[Автореферат]. Širjaev G. i Lavrenko E. Materialy po izučěniju bolot Charcovskoj gubernii. I. Kljukvennoe boloto v okrestnostjach goroda Charcova. Práce Morav. přirodovêd. spol. 1, 7 (1924). Почвоведение, 1 : 101—102.

[Реферат]. Потапенко Г. И. Очерк флоры одесских солончаков. (Предварительный отчет о геоботанических обследованиях окрестностей Одессы). Журн. н.-и. кафедр в Одессе, 1, 5 (1924). Почвоведение, 1 : 102—103.

1927

Анкети для збирання відомостей про цілини, ліси, болота, торфовища, озера, ботанічні сади та парки та окремі дерева. Охорона пам'яток природи на Україні, 1 : 78—84.

Материалы к изучению сфагновых болот Харьковской губернии. (Сфагновые болота Харьковского округа). Наукові зап. по біол. (Харків) : 87—113, 9 рис., библ. 14 назв. в подстр. прим., нем. резюме.

Опис сфагнових та гіпново-осокових болот колишньої Харківщини. Охорона пам'яток природи на Україні, 1 : 5—16, 3 карты, библ. 27 назв.

Охорона природы на Україні. Вісн. природознавства, 3—4 : 164—179.

Пастбищная дигрессия на Нижнеднепровских песках в связи с задачами работ Алешковской опытной мелиоративной песчаной станции. С.-х. опытн. дело, 3 (11) : 50—59, 3 рис., библ. 5 назв. в подстр. прим.

Почвоведение и геоботаника. Почвоведение, 1 : 36—62, 4 рис., библ. 30 назв. в подстр. прим. (Совместно с Г. Г. Маховым).

Рослинність України. Вісн. природознавства, 1 : 24—45; 2 : 77—94, 15 рис., 1 табл., 1 карта, библ. 84 назв.

Список рідших рослин, що їх знайдено в межах Таганрогської та Маріупільської округ між р.р. Міусом та Калміусом. Вісті Харківськ. с.-госп. ін-ту, 8—9 : 41—48, англ. резюме.

Centry «konservirovanija» tretičnych lesnych reliktov meždu Karpatami i Altaem. Práce Morav. přirodověd. spol., 4, 2 : 17—40, 3 карты, библ. 42 назв., франц. резюме.

Coronilla elegans Panč. на Україні в звязку з питанням про третичні лісові релікти. Тр. с.-госп. ботаніки (Харків), 1, 3 : 88—94, 1 карта, библ. 16 назв. в подстр. прим., англ. резюме.

Florae Charkoviensis conspectus criticus. Pars 2. [*Juglandaceae-Cruciferae*]. Brno : 66—103. (Совместно с Г. Ширяевым. Ротапринт).

The flora of Ukraina. Матеріяли дослідження грунтів України, 6 : 67—106, 6 вкл. л., 6 рис., 2 карты, 1 схема, библ. 82 назв. [В содержании сборника приведено заглавие : Vegetation of Ukraina].

[Реферат]. Климентов А. В. К характеристике растительности Нижне-Днепровских песков. Тр. Южн. обл. мелиоративн. организации, 6, 1926. Вісн. с.-госп. науки, 4, 1 : 87—88.

1928

Болота України. Вісн. природознавства, 3—4 : 141—156, 4 рис., библ. 29 назв.

Болота Украины. Распределение и топография украинских болот. Торф. дело, 6 : 153—157, 1 карта.

Нова знахідка сосни на крейді по-над р. Донцем. Охорона пам'яток природи на Україні, 2 : 114.

Новости для флоры Нижнеднепровских песков. Изв. Гл. бот. сада, 27, 1 : 25—29, библ. 15 назв. в подстр. прим., франц. резюме (Совместно с А. С. Порецким).

Пам'яти Гаврила Івановича Танфільєва. Матеріяли дослідження грунтів України, 2 : 13—16.

Почвенно-ботаническая экспедиция Отдела мелиоративных изысканий Днепростроя по исследованию Конкских плавень. Торф. дело, 2—3 : 63.

Проектований Державний пісковий заповідник Дніпрового низу Херсонської округи. (Попередній нарис). Охорона пам'яток природи на Україні, 2 : 1—9, 2 рис. (Совместно с Г. Высоцким, Г. Маховым и С. Рудницким).

Рослинність засолених грунтів Ягорлицького півострова (Херсонської округи). (З робот Нижне-Дніпровської експедиції Наркомзему). Матеріяли дослідження грунтів України, 2 : 109—138, 3 рис., 1 карта, библ. 5 назв. в подстр. прим., нем. резюме (Совместно с Н. Десятовой-Шостенко).

Рослинність Челбаського і Іванівського масивів та Кинбурнської коси Нижне-Дніпровських пісків. З робот експедиції по вивченню Нижне-Дніпровських (Олешківських пісків). Матеріяли охорони природи на Україні, 1 : 127—177, 3 табл., 2 карты, библ. 11 назв. в подстр. прим., нем. резюме. (Совместно с А. С. Порецким).

Рослинність цілини Михайлівського кінного заводу (кол. Капніста) Сумської округи. Охорона пам'яток природи на Україні, 2 : 23—36, 3 рис., 3 табл. библ. 10 назв. в подстр. прим., нем. резюме. (Совместно с И. Г. Зозом).

Рослинність цілинних степів України та їх охорона. Краєзнавство, 6—10 : 20—33, 4 рис., 1 карта, библ. 11 назв.

[Реферат]. Пачоский И. К. Описание растительности Херсонской губернии. Вып. 3. Плавни, пески, солончаки, сорные растения. Херсон, 1927. (Херсонск. естеств.-истор. музей. Материалы по исслед. почв. и грунтов Херсонск. губ.). Природа, 7—8 : 761—762.

1929

Лісові пам'ятки природи на Україні та їх охорона. Краєзнавство, 1—2 : 10—30, 7 рис., 1 карта, библ. 10 назв. (Совместно с П. С. Погребняком).

[Реферат]. Матеріяли охорони природи на Україні. 1. Харків, Вид. Досвідного відділу (Комісія охорони природи) НКЗС (1928). Вісн. природознавства, 1—2 : 86—88.

1930

Деякі спостереження над корою звітрювання на Провальськім степу, в Донецькому кряжі. Тр. н.-д. катедри грунтознавства (Харків), 1 : 87—98, библ. 12 назв., русск. и нем. резюме.

Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. Журн. Русск. бот. общ., 15, 4 : 351—363, 3 карты, библ. 24 назв., франц. резюме.

Матеріяли до детальної геоботанічної районізації України. (Попереднє повідомлення). Вісн. прикл. ботаніки, 5—6 : 83—99, 1 карта. (Совместно с П. С. Погребняком).

Методика геоботанічних досліджень. В кн.: Г. Г. Махов. Грунти України. Харків : 266—287, библ. 18 назв. (Совместно с Н. Десятовой-Шостенко).

Нарис рослинности України. В кн.: Г. Г. Махов. Грунти України. Харків : 58—112, 10 рис., 5 карт, библ. 127 назв.

Попереднє геоботанічне районування природних кормових займищ України. Вісн. прикл. ботаніки, 2 : 23—32, 1 карта, библ. 24 назв.

1931

Некоторые данные о степной растительности северных черноземох левобережной Украины. В кн.: Двадцать пять лет научно-педагогической и общественной деятельности Б. А. Келлера (1902—1927). Воронеж : 355—370, библ. 14 назв.

Нові зернівці з України. Вісн. Київськ. бот. саду, 12—13 : 147—150, библ. 2 назв. в подстр. прим.

Нотатка про *Agrostis tenuifolia* MB. Вісн. Київськ. бот. саду, 12—13 : 101—104, библ. 9 назв. в подстр. прим.

Растительность Конкских плавень реки Днепра («Великого луга») Запорожского округа. В кн.: Материалы по проблеме Нижнего Днепра. Кн. 2. Одесса : 79—142, 1 карта. (Совместно с И. Г. Зозом).

General characteristics of the ukrainian vegetation. Тр. Укр. ін-ту грунтознавства, 3 : 11—37, 6 рис., 6 карт, библ. 24 назв.

Ruppia rostellata Koch в соленых озерах Славянска. Журн. Русск. бот. общ., 16, 5—6 : 515—518, библ. 20 назв. в подстр. прим., англ. резюме.

1932

Общая методика геоботанических исследований. В кн.: Программы для геоботанических исследований. Л. : 15—25. (Совместно с В. В. Алехиным, В. Н. Андреевым, Б. Н. Городковым и др.).

Über die Entwicklungszentren der Flora der Ukraine und das Alter des ukrainischen Endemismus. Четвертинний період, 4 : 27—43, 4 карты, библ. 3 назв. в подстр. прим.

1933

Передмова [к Журналу біо-ботанічного циклу ВУАН, посвященному степям Украины]. Журн. біо-ботанічн. циклу ВУАН, 5—6 : 3—5.

Про деякі взаємовідношення між арктичною та степовою флорою протягом четвертинного періоду. Четвертинний період, 6 : 77—98, 2 рис., библ. 86 назв., нем. резюме.

Рослинність Старобільских степів. Журн. біо-ботанічн. циклу ВУАН, 5—6 : 23—133, 35 рис., 1 карта, библ. 41 назв., нем. резюме. (Совместно с Г. Дохман).

Сучасний стан класифікації українських степів. Журн. біо-ботанічн. циклу ВУАН, 5—6 : 7—21, библ. 27 назв. в подстр. прим., нем. резюме (Совместно с Ю. Д. Клеоповым).

1934

Арундо — *Arundo* L. — В кн.: Флора СССР, 2. М.—Л. : 302—303, 1 рис.

Острівне находище бореальної рослинності в околицях Вінниці. Вісн. Київськ. бот. саду, 17 : 87—98, библ. 4 назв. в подстр. прим., англ. резюме. (Совместно с Ф. Я. Левиной).

Перловник — *Melica* L. — В кн.: Флора СССР, 2. М.—Л.: 340—352, 1 табл. рис.

Систематика вкритонасінних. (Додаток до «Ботаніки» акад. Б. А. Келлера). Харків, Всеукр. ін-т заочної с.-госп. освіти : 1—48, 41 рис., 1 карта.

Тростник — *Phragmites* Adans. В кн.: Флора СССР, 2. М.—Л. : 303—306, 1 рис. (Совместно с В. Л. Комаровым).

1935

Агроинвентаризационные геоботанические работы на Украине. Сов. бот., 2 : 122—123.

Ботаніко-географічне районування УСРР. В кн.: Флора УСРР. Визначник квіткових та вищих спорових рослин УСРР. 1. Київ : 9—14, 1 карта.

Всесоюзный научно-исследовательский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации в Харькове (1932—1934). Сов. бот., 2 : 120—121.

Некоторые наблюдения над корневой системой, экологией и хозяйственным значением псаммофитов Нижнеднепровских песков. (Из работ Экспедиции 1932 г. Всесоюзного института агролесомелиорации и лесного хозяйства в Харькове). Пробл. растениеводч. освоения пустынь, 3 : 75—94, 10 рис., библ. 17 назв. в подстр. прим.

Alismataceae. Частухові. В кн.: Флора УСРР. Визначник квіткових та вищих спорових рослин УСРР. 1. Київ : 113—116.

Amaryllidaceae. Амарилісові. Там же : 318—320.

Araceae. Арумові. Там же : 272—274, 1 рис.

Butomaceae. Сусакові. Там же : 116.

Fimbristylis Vahl. Фімбристиліс. Там же : 270.

Gramineae. Злаки. [Исключая роды *Diplachne*, *Stipa*, *Poa*]. Там же : 119—139, 145—167, 169—181, 187—226, 41 рис.

Hydrocharitaceae. Жабурникові, водокрасові. Там же : 116—119.

Iridaceae. Півникові. Там же : 320—326, 3 рис.

Lemnaceae. Ряскові. Там же : 275—276, 1 рис.

Najadaceae. Різухові. Там же : 110—111, 1 рис.

Scheuchzeriaceae. Шейхцерійові. (*Juncaginaceae*). Там же : 111—113.

Sparganiaceae. Їжачоголовкові. Там же : 98—100.

Thyphaceae. Рогозові. Там же : 97—98.

[Реферат]. Stojanoff N. und Georgieff T. Pollenanalytische Untersuchungen auf dem Vitoš-Gebirge. Спис. Българск. акад. наук, 47 (1934). Изв. Гос. геогр. общ., 67, 6 : 779—780.

1936

До вивчення ландшафтів і стратиграфії Кардашинського болота в межах низу Дніпра. Четвертинний період, 11 : 3—14, 3 рис., библ. 9 назв., русск. и нем. резюме. (Совместно с З. Т. Извековой).

К вопросу о возрасте псаммоэндемизма на юге европейской части СССР. Изв. Всес. геогр. общ., 68, 1 : 35—44, библ. 35 назв.

Карта грунтів УСРР. М. 1 : 4 500 000. Врезка на карте: Фізична карта УСРР. Харків, «Радянська школа». (Совместно с Г. С. Гринем).

О генезисе сфагновых болот в пределах степной зоны в бассейнах рр. Буга, Днепра и Дона. Сов. бот., 3 : 24—42, библ. 77 назв.

Памяти академика Всеукраинской Академии Наук А. В. Фомина. [1868—1935]. Изв. Всес. геогр. общ., 68, 2 : 275—276.

Схематична карта природної рослинности УСРР. М. 1 : 4 500 000. Врезка на карте: Фізична карта УСРР. Харків, «Радянська школа».

Характеристика ботаніко-географічних районів УСРР. В кн.: Флора УСРР, 1. Київ : 11—33.

[Автореферат]. Лавренко Є. та Левіна Ф. Острівне находище бореальної рослинності в околицях Вінниці. Вісн. Київськ. бот. саду, 17, 1934. Изв. Всес. геогр. общ., 68, 1 : 145.

[Реферат]. Зеров Д. К. Час та умови развитку сфагнових боліт північно-західної України. Журн. Ін-ту бот. ВУАН (1934), 2 (10). Изв. Всес. геогр. общ., 68, 1 : 144.

[Реферат]. Малеев В. П. Очерк растительности высокогорных пастбищ Гочуа. Тр. Абхазск. н.-и. инст. краеведения, (1934), 2. Изв. Всес. геогр. общ., 68, 1 : 147.

[Реферат]. Gajewski W. Avenetum desertorum. A monographical study. Bull. Acad. Polon. sci. et. lettres. Cl. sci. mat. et natur. Sér. B, (1934) : 1—27. Сов. бот., 2 : 135—136.

1937

Карта растительности Европейской части Союза ССР. (Растительные зоны, подзоны и округа). М. 1 : 7 500 000. В кн.: Большой советский атлас мира. М., карта № 123—124. (Совместно с А. П. Ильинским и Е. В. Шифферс).

Карта растительности Союза ССР. (Растительные зоны, подзоны и округа). М. 1 : 15 000 000. В кн.: Большой советский атлас мира. М., карта № 121—122. (Совместно с Б. Н. Городковым, А. П. Ильинским, Н. Е. Кабановым и др.).

1938

[Выступление в прениях по докладам Е. В. Вульфа, А. А. Гроссгейма и В. П. Малеева на Совещании по истории флоры и растительности СССР. (Ленинград 25 I—29 I 1938 г.)]. Сов. бот., 2 : 38—39.

[Выступление в прениях по докладу Б. Н. Городкова «Степные реликты в Арктике» на Совещании по истории флоры и растительности СССР. (Ленинград 25 I—29 I 1938 г.)]. Сов. бот., 2 : 59—60.

История изучения генезиса флоры и растительности СССР в связи с проблемой реликтов. [Автореферат доклада на Совещании по истории флоры и растительности СССР. (Ленинград 25 I—29 I 1938 г.)]. Сов. бот., 2 : 29—30.

История изучения генезиса флоры и растительности СССР в связи с проблемой реликтов. В кн.: Проблема реликтов во флоре СССР. (Тезисы совещания). 1. М.—Л. : 27—35.

История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. В кн.: Растительность СССР, 1, М.—Л. : 235—296, 2 рис., 11 карт, библ. 120 назв.

Легенда до карти рослинності УРСР. Геобот. збірник (Ін-т бот. АН УРСР), 2 : 3—13, англ. резюме. (Совместно с Ю. Д. Клеоповым).

Методика геоботанического исследования степей. В кн.: Методика полевых геоботанических исследований. М.—Л. : 43—58, библ. 12 назв.

Совещание по истории флоры и растительности СССР. (Ленинград 25 I—29 I 1938 г.). Сов. бот., 2 : 8—10. (Совместно с М. М. Ильиным, И. М. Крашенинниковым, В. И. Кречетовичем и др.).

[Реферат]. Szafer Wł. Eine pliozäne Flora im Krościenko am Dunajec. Bull. internat. Acad. polon. sci. et lettres, Cracovie, B, (I), (1938) 1—5. Сов. бот., 6 : 133—134.

1939

Вопрос о причинах безлесия степей как проблема исторической ботанической географии. В кн.: Президенту Академии наук СССР академику Владимиру Леонтьевичу Комарову к семидесятилетию со дня рождения и сорокапятилетию научной деятельности. М.—Л. : 486—515, библ. 84 назв.

Значение работ акад. В. Л. Комарова для познания флоры Центральной Азии. Сов. бот., 3 : 17—23, библ. 16 назв.

Карта растительности Союза Советских Социалистических Республик. М. 1 : 5 000 000. На четырех листах. Л., Изд. АН СССР. (Совместно с Б. Н. Городковым, Я. Я. Васильевым, Н. Е. Кабановым и др.).

Карта растительности СССР. (Экспонат Академии наук СССР на Всесоюзной сельскохозяйственной выставке 1939 г.). Пояснительный текст. М.—Л., Изд. АН СССР : 1—32, 4 карты. (Совместно с Б. Н. Городковым, А. П. Ильинским, Н. Е. Кабановым и др.).

Растительность европейской части СССР. В кн.: Почвы СССР. Европейская часть СССР, 1, М.—Л. : 101—156, 12 рис., библ. 25 назв. (Совместно с А. В. Прозоровским).

1940

В редакцию журнала «Известия Географического общества». [По поводу ошибок в карте «Природные зоны СССР», Л., ГУГК, 1939]. Изв. Всес. геогр. общ., 72, 1 : 121—122. (Совместно с А. П. Ильинским).

В редакцию журнала «Советская ботаника». [По поводу ошибок в карте «Природные зоны СССР», Л., ГУГК, 1939]. Сов. бот., 2 : 105—106. (Совместно с А. П. Ильинским).

Еколого-фітоценологічна характеристика осок. Практичне значення осок. В кн.: Флора УРСР. 2. Київ : 446—447.

Карта растительности СССР в м. 1 : 5 000 000. [Сообщение о выходе в свет]. Изв. Всес. геогр. общ., 72, 2 : 296. [Подписано Е. Л.].

О новой «Карте растительности СССР» в масштабе 1 : 5 000 000. Сов. бот., 3 : 49—58. (Совместно с Я. Я. Васильевым, Б. Н. Городковым, А. П. Ильинским и др.).

Обзорные карты растительности СССР. Изв. Всес. геогр. общ., 72, 3 : 328—341.

Отклики на «Растительность СССР» (т. 1) за границей. Сов. бот., 2 : 103—104.

Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. М.—Л. : 1—265, 45 рис., 3 вкл. л., 5 табл., библ. 452 назв.

Сфагновые болота бассейна р. Донца. (К вопросу о современной активизации бореальных элементов на песчаных террасах рек степной полосы). Тр. Бот. инст. АН СССР. Сер. 3, 4 : 603—632, 15 рис., библ. 24 назв., франц. резюме.

Gramineae Juss. — Злаки. [Исключая роды *Cleistogenes*, *Puccinellia*, *Festuca*, *Roegneria*, *Agropyrum*, *Eremopýrum*, *Haynaldia*, *Aneurolepidium*]. В кн.: Флора УРСР, 2. Київ : 63—196, 204—268, 288—323, 366—377, 379—386, 16 рис.

1941

Галофитно-лугово-болотная растительность (разливы, лиманы, высыхающие плавни). В кн.: Пояснительный текст к карте растительности СССР в масштабе 1 : 5 000 000. М.—Л. : 78—79. (Совместно с Е. В. Шифферс).

Геоботаническое районирование СССР. В кн.: Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук Академии наук СССР за 1940 г. М.—Л. : 30—31.

Дерновиннозлаковые степи. В кн.: Пояснительный текст к карте растительности СССР в масштабе 1 : 5 000 000. М.—Л. : 85—87. (При участии Е. В. Шифферс).

Дополнительные значки. Там же : 105—111. (При участии других авторов).

Дубово-сосновые и сосново-дубовые леса. Там же : 49—50.

Дубовые леса: д) из дуба черешчатого без граба; г) то же с грабом (в Приднестровье частично из дуба сидячецветного); п) из дуба длинноножкового (поемные закавказские). В кн.: Пояснительный текст к карте растительности СССР в масштабе 1 : 5 000 000. М.—Л. : 53—57. (Совместно с А. И. Лесковым).

К вопросу о типологии растительности пустынных частей СССР. (По поводу заметки проф. А. А. Гроссгейма о «Карте растительности СССР» в м. 1 : 5 000 000. Сов. бот., [1941], 1—2). Сов. бот., 3 : 157—161, библ. 16 назв. в подстр. прим.

Лугово-болотная растительность с преобладанием тростниковых группировок (плавни низовьев южных рек). В кн.: Пояснительный текст к карте растительности СССР в масштабе 1 : 5 000 000. М.—Л. : 77—78. (Совместно с Е. В. Шифферс).

Луговые степи и остепненные луга в сочетании с участками лесов. Там же : 80—82. (При участии Е. В. Шифферс).

О взаимоотношениях между растениями и средой в степных фитоценозах. Почвоведение, 3 : 42—58, библ. 36 назв., нем. резюме.

Однолетнесолянковая растительность в сочетании с галофитными полукустарничковыми и лугово-болотными группировками. В кн.: Пояснительный текст к карте растительности СССР в масштабе 1 : 5 000 000. М.—Л : 79—80. (Совместно с Е. В. Шифферс).

Пижмовые, вострецовые и лапчатковые степи. Там же : 88—89. (При участии Е. В. Шифферс).

Поемные луга в сочетании с кустарниками и лесами (главным образом ивовыми и тополевыми). Там же : 74—75.

Полынно-дерновиннозлаковые (опустыненные) степи. Там же : 87—88. (При участии Е. В. Шифферс).

Предисловие [к «Пояснительному тексту к карте растительности СССР в масштабе 1 : 5 000 000»]. Там же : 3—6.

Принципы составления и оформления карты. Там же : 7—11.

Разнотравно-дерновиннозлаковые степи. Там же : 82—85. (При участии Е. В. Шифферс).

Растительность СССР. [Характеристика многотомной сводки]. В кн.: Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук Академии наук СССР за 1940 г. М.—Л. : 29—30. (Совместно с В. П. Малеевым).

Сосновые леса со степными элементами. В кн.: Пояснительный текст к карте растительности СССР в масштабе 1 : 5 000 000. М.—Л. : 46—47.

Список основных использованных источников. Там же : 113—115. (Без подписи).

Широколиственно-еловые леса. Там же : 27—29. (Совместно с А. П. Ильинским).

Erläuternder Text zur «Vegetationskarte der UdSSR» Maßstab 1 : 5 000 000. Там же : 116—127. (Без подписи).

1942

Ботаника и война. Природа, 3—4 : 13—20. (Совместно с М. М. Ильиным).

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР в 1941 г. Природа, 3—4 : 94—98. (Совместно с М. М. Ильиным и В. П. Савичем).

Злаки СССР и США. (A. S. Hitchcock. Manual of the grasses of the United States. Washington, 1935; Флора СССР, т. 2, М.—Л., 1934). Природа, 5—6 : 130—131.

Малеев В. П. [24 II 1894—21 XII 1941]. (Некролог). Сов. бот., 1—3 : 61—63, библ. 7 назв. в подстр. прим.

О классификации заболоченных почв в связи с нуждами обороны. Природа, 5—6 : 89—93. (Совместно с А. А. Завалишиным).

О провинциальном расчленении Евразиатской степной области. Бот. журн., 27, 6 : 136—142, библ. 21 назв., франц. резюме.

О флорогенетических элементах и центрах развития флоры Евразиатской степной области. (Предварительное сообщение). Сов. бот., 1—3 : 39—50, библ. 29 назв.

1943

Ландшафты СССР в пейзажах П. Н. Староносова. Изв. Всес. геогр. общ., 75, 3 : 27—34, 3 рис.

Послесловие. [Некролог А. И. Лескова. 1902—1942]. Бот. журн., 28, 2 : 51.

Развитие основных идей советской геоботаники (фитоценологии) за 25 лет (1917—1942). Почвоведение, 3 : 15—33, библ. 38 назв., англ. резюме.

Региональные исследования и картография растительности СССР за 25 лет (1917—1942). Изв. Всес. геогр. общ., 75, 5 : 24—33, библ. 10 назв. в подстр. прим.

Состав пыльцы и спор в современных отложениях различных зон в пределах Европейской части СССР. Природа, 3 : 65—66.

[Рецензия]. Тахтаджян А. Л. Ботанико-географический очерк Армении. Труды Бот. инст. АРМФАН, 2, (1941). Бот. журн., 28, 3 : 123—126.

1944

Акад. В. Л. Комаров как ботанико-географ. Сов. бот., 6 : 24—29.

Ботанико-географические исследования акад. В. Л. Комарова. Природа, 5—6 : 22—28.

К 70-летию со дня рождения и 45-летию научной деятельности акад. Б. А. Келлера. Природа, 5—6 : 127—131, 1 портрет.

Ландшафт в пейзажном искусстве старейших московских художников. Изв. Всес. геогр. общ., 76, 4 : 192—202, библ. 17 назв.

Об условиях нахождения *Lunaria rediviva* L. в Сумской области УССР. Бот. журн., 29, 5 : 187—191, библ. 9 назв. (Совместно с С. С. Соболевым и Г. И. Ивановым).

Очередные теоретические задачи советской геоботаники. (К построению плана Отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР на ближайшие годы). Сов. бот., 4—5 : 3—19.

Составление «Словаря ботаников России и СССР». Сов. бот., 3 : 54—55. (Совместно с Б. А. Тихомировым).

1945

Ботанические исследования Южно-Киргизской экспедиции 1944 г. Академии наук СССР. Сов. бот., 13, 3 : 71—72. (Совместно с С. Я. Соколовым).

В. Л. Комаров. [13 X 1869—5 XII 1945. Некролог]. Сов. бот., 13, 6 : 3—4, 1 портрет-вклейка. (Совместно с Б. К. Шишкиным, М. М. Ильиным, В. Г. Александровым и др.).

Значение биогеохимических работ акад. Вернадского для познания растительного покрова земли. Природа, 5 : 40—44, 1 портрет.

О позиции лугового канареечника [*Digraphis arundinacea* (L.) Trin.] на Ферганском хребте. Сов. бот., 13, 2 : 46—50, библ. 9 назв.

Памяти А. П. Ильинского. [20 V 1888—5 X 1945]. Журн. общ. биол., 6, 6 : 349—353, 1 портрет.

Советская геоботаника (фитоценология). В кн.: Успехи биологических наук в СССР за 25 лет. 1917—1942. Сборник статей. М.—Л. : 243—269.

[Рецензия]. Кудряшев С. Н. Пшеницы Узбекистана. Ташкент, Изд. УЗФАН (1942). Сов. бот., 13, 2 : 63—64.

1946

А. П. Ильинский. [20 V 1888—5 X 1945. Некролог]. Изв. Всес. геогр. общ., 78, 5—6 : 602—611, 1 портрет, список работ. И. 173 назв. (Совместно с Л. Е. Родиным).

Андрей Николаевич Краснов. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. биол., 51, 6 : 78—85, англ. резюме.

[Выступление в прениях по докладу В. И. Громова «Что может дать изучение остатков лошадей для суждения о физико-географических условиях прошлого» на Конференции по палеогеографии четвертичного периода. (Москва, февраль 1941 г.)]. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 37 : 367—368.

[Выступление в прениях по докладу В. П. Гричука «К истории растительности европейской части СССР в четвертичном периоде» на Конференции по палеогеографии четвертичного периода. (Москва, февраль 1941 г.)]. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 37 : 306—307.

Значение работ Б. Н. Городкова в изучении растительного покрова нашей страны. (В связи с 35-летием научной деятельности). Сов. бот., 14, 3 : 212—217, 1 портрет. (Совместно с В. Б. Сочавой).

Значение работ В. В. Докучаева для развития русской геоботаники. В кн.: В. В. Докучаев и география. 1846—1946. Изд. АН СССР : 55—66.

К 60-летию со дня рождения А. Н. Криштофовича. Бот. журн., 31, 4 : 3—6, 1 портрет, список работ. К. 52 назв. [Подписано: От редакции].

Наблюдения над степными пожарами в северном Казахстане. Зап. Харьков. с.-х. инст., 5 (42) : 181—187, библ. 6 назв., англ. резюме.

Некоторые итоги обсуждения на конференции вопросов истории флоры и растительности. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 37 : 376—380.

О луковых лугах Средней Азии. Бот. журн., 31, 3 : 31—37, библ. 16 назв., франц. резюме.

Основные черты развития флоры и растительности севера Евразии (Палеарктики) в четвертичное время. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 37 : 315—318.

Памяти А. В. Прозоровского. [V 1908—18 II 1942]. Сов. бот., 14, 2 : 129—135, 1 портрет, список работ. П. 59 назв. (Совместно с Л. Е. Родиным).

[Реферат]. Попов М. Г. Растительный покров Казахстана. М.—Л., Изд. АН СССР (1940). (Тр. Казахстанск. фил. АН СССР, 18). Бот. журн., 31, 2 : 45—49.

[Рецензия]. Еленевский Р. А. Горные луга Евразии как ландшафтно-географическое явление. Землеведение, 1 (41) (1940). Сов. бот., 14, 3 : 202—204.

1947

Благовещенский Гавриил Александрович. [22 VI 1901—10 XII 1942]. В кн.: С. Ю. Липшиц. Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь. 1. М. : 198—199. (Совместно с А. П. Жузе, дополнено С. Ю. Липшицем).

Высоцкий Георгий Николаевич. [7 II 1865—6 IV 1940]. Там же, 2 : 200—202.

Евразиатская степная область. В кн.: Геоботаническое районирование СССР, М.—Л. : 95—110.

Европейская широколиственнолесная область. Там же : 67—71.

Европейско-Сибирская лесостепная область. Там же : 87—94.

К методике изучения подземных частей фитоценозов. Бот. журн., 32, 6 : 273—280, 5 рис.

К 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции. Бот. журн., 32, 6 : 225—228. [Подписано: Редакция].

Карта геоботанического районирования СССР. М. 1 : 10 000 000. В кн.: Геоботаническое районирование СССР, М.—Л. (Совместно с Я. Я. Васильевым, А. И. Лесковым, В. П. Малеевым и др.).

Об изучении эдификаторов растительного покрова. Сов. бот., 15, 1 : 5—16.

Предисловие [к книге «Геоботаническое районирование СССР»]. В кн.: Геоботаническое районирование СССР, М.—Л. : 5—7.

Принципы и единицы геоботанического районирования. Там же : 9—13.

Растительность [Украинской ССР]. В кн.: Большая советская энциклопедия, 55. М. : 787—793.

СССР, Европейская часть — карта растительности. М. 1 : 13 000 000. В кн.: Большая советская энциклопедия. Союз Советских Социалистических Республик. М. Вклейка между стлб. 192—193. (Совместно с Б. К. Шишкиным).

СССР — карта растительности. М. 1 : 28 500 000. Там же. Вклейка между стлб. 192—193. (Совместно с Б. К. Шишкиным).

1948

Задачи геоботанических исследований в связи с Постановлением Совета Министров СССР и ЦК ВКП (б) от 24 октября 1948 г. (Тезисы доклада на 5-й научной сессии Ленингр. гос. университета). Л., ЛГУ : 1—6.

Карта растительности Западной Европы. [Восстановленный растительный покров]. М. 1 : 8 500 000. Легенда к карте. В кн.: Добрынин Б. Ф. Физическая география Западной Европы. М. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской).

Карта растительности Мира. Учебная, для средней школы. М. 1 : 20 000 000. На четырех листах. М., ГУГК. (Совместно с А. П. Ильинским, Л. Е. Родиным, А. М. Семеновой-Тян-Шанской и др.).

Карта растительности СССР. Учебная, для средней школы. М. 1 : 5 000 000. На четырех листах. М., ГУГК. (Совместно с Е. В. Шифферс).

О принципах ботанико-географического расчленения Палеарктики. Краткое содержание доклада. (Общее собрание ВБО 3 декабря 1947). Бот. журн., 33, 1 : 157.

Об очередных задачах изучения растительного покрова Таджикистана. Сообщ. Таджикск. фил. АН СССР, 6 : 23—26.

Проблема закономерностей географического распространения растительного покрова на предстоящем Всесоюзном Ботаническом съезде. Бот. журн., 33, 2 : 288—289. (Совместно с В. Б. Сочавой).

[Автореферат]. Карта растительности СССР. М. 1 : 5 000 000. Учебная, для средней школы. Специальную ботаническую нагрузку составил Е. М. Лавренко при участии Е. В. Шифферс. М., ГУГК (1948). Бот. журн., 33, 6 : 617—618.

[Рецензия]. Иванова А. В. Можжевеловые редколесья южной Армении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 4 (1946). Бот. журн., 33, 2 : 283—284.

[Рецензия]. Липшиц С. Ю. Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь. 1, А—В. М., Изд. МОИП (1947). Бот. журн. 33, 1 : 133—135.

[Рецензия]. Тахтаджян А. Л. К истории развития растительности Армении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 4 (1946). Бот. журн., 33, 1 : 127—133.

1949

В. В. Докучаев и геоботаника. В кн.: Труды юбилейной сессии, посвященной столетию со дня рождения В. В. Докучаева. М.—Л. : 36—42, библ. 30 назв.

К 60-летию со дня рождения А. П. Шенникова. Бот. журн., 34, 2 : 216—222, 1 портрет-вклейка. (Совместно с Т. А. Работновым).

Карта растительности Европейской части СССР. М. 1 : 2 500 000. На четырех листах. Л., Изд. АН СССР. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской, В. Н. Андреевым, К. Н. Игошиной и др.). [Подписано к печати 1 VII 1949].

О «залужении» крутых смытых склонов. (Злаки — эндемы меловых и известняковых обнажений юга европейской части СССР как возможные закрепители смытых склонов). Изв. Всес. геогр. общ., 81, 2 : 177—182, 1 рис., библ. 7 назв. в подстр. прим.

О новой карте растительности мира издания 1948 г. [М. 1 : 20 000 000. М., ГУГК]. Изв. Всес. геогр. общ., 81, 5 : 544—547, библ. 37 назв. (Совместно с Л. Е. Родиным, А. М. Семеновой-Тян-Шанской и С. Я. Соколовым).

О фитогеосфере. Вопр. географии, 15 : 53—66, библ. 44 назв.

Памяти акад. А. А. Гроссгейма. [6 III 1888— 4 XII 1948]. Бот. журн., 34, 3 : 326—335.

Памяти И. М. Крашенинникова. [2 X 1882—27 X 1947]. Бот. журн., 34, 4 : 431—441.

Постановление Совета Министров СССР и ЦК ВКП (б) от 20 октября 1948 г. «О плане полезащитных лесонасаждений, внедрения травопольных севооборотов, строительства прудов и водоемов для обеспечения высоких и устойчивых урожаев в степных и лесостепных районах Европейской части СССР» и задачи геоботанических исследований. Бот. журн., 34, 1 : 3—15.

Растительность плодовых лесов и прилегающих районов южной Киргизии. В кн.: Плодовые леса южной Киргизии и их использование. М.—Л. : 102—145, 13 рис. (Тр. Южно-киргизск. экспедиции. 1). (Совместно с С. Я. Соколовым).

[Рецензия]. Почвенная карта Европейской части СССР. М. 1 : 2 500 000. Сост. Е. В. Лобовой и Н. Н. Розовым при участии Н. Н. Лебедева. Отв. ред. И. П. Герасимов. М., (1947). Почвоведение, 2 : 118—121.

1950

Академик Владимир Николаевич Сукачев. (К 70-летию со дня рождения). Бот. журн., 35, 3 : 318—328, 1 портрет-вклейка. (Совместно с С. Я. Соколовым).

Введение [к обзору «Советская геоботаника на службе социалистического народного хозяйства СССР в Сталинскую эпоху»]. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. биол., 55, 1 : 3—4.

Вопрос о взаимоотношениях степи и леса на новом этапе. Пробл. ботаники, 1 : 523—529, библ. 28 назв.

Изучение растительности степей и пустынь [СССР]. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. биол., 55, 1 : 46—50.

Картирование растительности Европейской части СССР в мелком масштабе. В кн.: Карта растительности Европейской части СССР м. 1 : 2 500 000. Пояснительный текст. М.—Л. : 9—16.

Картография и районирование растительного покрова СССР. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. биол., 55, 1 : 59—61.

Наблюдения над предзимним состоянием и корневой системой некоторых растений южной Киргизии. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. биол., 55, 4 : 51—62, 14 рис., библ. 6 назв.

Некоторые наблюдения над влиянием пожара на растительность северной степи (Поперечeнская степь Пензенской обл.). Бот. журн., 35, 1 : 77—78, библ. 10 назв.

Общие закономерности распределения растительного покрова. В кн.: Карта растительности Европейской части СССР м. 1 : 2 500 000. Пояснительный текст. М.—Л. : 17—32, 1 карта.

Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран. Пробл. ботаники, 1 : 530—548, 1 карта, библ. 37 назв.

Степи. В кн.: Карта растительности Европейской части СССР м. 1 : 2 500 000. Пояснительный текст. М.—Л. : 188—206. (При участии Е. В. Шифферс в отношении части кавказских степей).

Травяные и гипново-травяные болота. Там же : 168—171.

[Рецензия]. Комаров В. Л. Избранные сочинения, т. 1 (1945); т. 2 (1947); т. 3 (1949); т. 11 (1948). М.—Л., Изд. АН СССР. Бот. журн., 35, 3 : 312—313.

[Рецензия]. Прозоровский Н. А. Очерк растительного покрова центральночерноземных областей (Воронежской, Курской, Орловской и Тамбовской). Вопр. географии, 13 (1949). Бот. журн., 35, 4 : 404—405.

1951

Возраст ботанических областей внетропической Евразии. Изв. АН СССР. Сер. геогр., 2 : 17—28, 1 карта, библ. 28 назв.

Вопрос о взаимоотношениях степи и леса на новом этапе. Пробл. физ. географии, 16 : 124—132, библ. 38 назв.

[Выступление в прениях на Совещании по вопросам лесной типологии (Москва, 3 II—5 II 1950 г.)]. В кн.: Труды Совещания по лесной типологии. М. : 85—87.

Геоботанические исследования. В кн.: Труды Комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения. 1. Работы 1949 г., 2. М. : 333—337.

О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с работой ветра и жизнедеятельностью караган. Вопр. географии, 24 : 192—204, 2 рис., библ. 11 назв.

Основные результаты геоботанических исследований Комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР. В кн.: Тезисы докладов Делегатского совещания Всесоюзного ботанического общества. . . 1. Итоги и перспективы геоботанических исследований, посвященных великому Сталинскому плану преобразования природы. (28 января — 1 февраля 1951 г.). М.—Л. : 9—15.

[Рецензия]. Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А. и др. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. 1, М.—Л., Сельхозгиз (1950). Бот. журн., 36, 2 : 199—201. (Совместно с Е. П. Матвеевой и А. А. Юнатовым).

1952

Геоботаника на службе Великих строек коммунизма. Бот. журн., 37, 4 : 425—433.

География растений. В кн.: Большая советская энциклопедия, 10. 2-е изд. М. : 475—478, 2 карты-вклейки, библ. 15 назв.

Голарктическая область. М. по экватору 1 : 200 500 000. Там же, 11. Между стр. 590—591.

Голарктическая область растений. Там же, 11 : 588—593, 2 карты-вклейки, библ. 19 назв. (Совместно с В. С. Говорухиным).

Залежный режим в степях как результат воздействия полевки Брандта на степной травостой и почву. Бот. журн., 37, 2 : 128—138, 2 рис., библ. 9 назв. (Совместно с А. А. Юнатовым).

Инструкция по заполнению бланка для описания растительности. В кн.: Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением и созданием устойчивой кормой базы на юге европейской части СССР. М. : 19—52. (Совместно с И. В. Лариным, И. Н. Бейдеман, А. В. Калининой и др.).

Карта флористических зон и областей. М. по экватору 1 : 200 500 000. В кн.: Большая советская энциклопедия, 10. 2-е изд. М. : между стр. 476—477.

Краткая программа стационарных геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением и созданием устойчивой кормовой базы. В кн.: Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением и созданием устойчивой кормовой базы на юге европейской части СССР. М. : 136—140. (Совместно с И. В. Лариным).

Краткие программы тематических геоботанических исследований. Там же : 5—18. (Совместно с И. В. Лариным).

Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. Тр. Бот. инст. АН СССР. Сер. 3, 8 : 40—70, 5 рис., библ. 56 назв.

Основные черты природы Монгольской Народной Республики. Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1 : 27—48, 8 рис., библ. 24 назв. (Совместно с И. П. Герасимовым).

Распространение некоторых семейств и родов растений, характерных для флористических зон и областей. М. 1 : 120 000 000. В кн.: Большая советская энциклопедия, 10. 2-е изд. М. : между стр. 476—477.

Растительность [областей Черноземного центра]. В кн.: Центральные черноземные области. Физико-географическое описание. М. : 65—91, 6 рис.

[Рецензия]. Марков К. К. Палеогеография. (Историческое землеведение). М., Географгиз (1951). Бот. журн., 37, 5 : 699—702.

1953

Об изучении процесса видообразования в природе. Бот. журн., 38, 6 : 846—852, библ. 23 назв.

1954

VIII Международный ботанический конгресс. [Париж, июль 1954 г.]. Бот. журн., 39, 6 : 944—947, библ. 7 назв. в подстр. прим.

Геоботаническая карта СССР. М. 1 : 4 000 000. На восьми листах. М.—Л., Изд. АН СССР (подписана к печати 8.III. 1955). (Совместно с Б. Н. Городковым, Т. И. Исаченко, А. Н. Лукичевой и др.).

Лесостепь. В кн.: Большая советская энциклопедия, 25. 2-е изд. М. : 28—30, 1 вкл. л., 4 рис., библ. 10 назв. (Совместно с Г. Д. Рихтером).

Неотропическая область растений. В кн.: Большая советская энциклопедия, 29. 2-е изд. М.: 443—445, 2 вкл. л., 6 рис., 1 карта, библ. 9 назв.

О задачах ботаников в связи с освоением целинных и залежных земель. Бот. журн., 39, 4 : 477—481. (Совместно с А. А. Юнатовым).

Основные направления геоботанических исследований в СССР в связи с запросами народного хозяйства. В кн.: Вопросы ботаники. 2. М.—Л. : 521—531.

Предисловие. В кн.: Юнатов А. А. Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. М.—Л. : 3—4. (Труды Монгольской комиссии АН СССР, 56).

Степи Евразиатской степной области, их география, динамика и история. В кн.: Вопросы ботаники. 1. М.—Л. : 157—173, 1 вкл. л., 2 табл.

La géobotanique soviétique au service de l'économie nationale. Там же : 532—543.

Les steppes de la région steppique eurasienne. Там же : 174—191, 1 вкл. л., 2 табл.

1955

Ботанико-географические наблюдения во Французской Гвинее. Изв. АН СССР. Сер. геогр., 2 : 16—29, 7 рис., 1 вкл. л., библ. 14 назв.

Вопросы координации ботанических исследований в Казахстане. Бот. журн., 40, 2 : 314—322, библ. 26 назв. в подстр. прим.

О некоторых ботанических картах во втором издании «Большой советской энциклопедии». Бот. журн., 40, 2 : 250—251.

Об изучении продуктивности наземного растительного покрова. Бот. журн., 40, 3 : 339—346, библ. 36 назв.

Обзор французских геоботанических карт, показанных на VIII Международном ботаническом конгрессе в Париже. [Июль 1954 г.]. Бот. журн., 40, 1 : 144—153.

Палеотропическая область. В кн.: Большая советская энциклопедия, 31. 2-е изд. М. : 597—599, 2 вкл. л., 10 рис., 1 карта, библ. 9 назв.

Предисловие. В кн.: Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.—Л. : 3—4. (Труды Монгольской комиссии АН СССР, 67).

Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням. Бот. журн., 40, 3 : 415—419, 2 рис., библ. 10 назв. (Совместно с В. Н. Андреевым и В. Л. Леонтьевым).

Základní směry geobotanických výzkumů v SSSR a požadavky národního hospodářstvi. Sov. věda. Biologie, 5, 2 : 150—155.

1956

Карта растительности зарубежной Азии. М. 1 : 20 000 000. В кн.: Арманд Д. Л., Добрынин Б. Ф., Ефремов Ю. К. и др. Зарубежная Азия. Физическая география. М. (Совместно с Л. Е. Родиным, А. М. Семеновой-Тян-Шанской и А. А. Юнатовым).

На ботаническом съезде в Польше. Вестн. АН СССР, 12 : 78—80.

На XXIX съезде Польского ботанического общества. [Закопане, июнь 1956]. Бот. журн., 41, 11 : 1722—1729, 1 вкл. л., 2 рис., библ. 47 назв. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

О центральноазиатских горных осоковых болотах и о сибирско-монгольских элементах во флоре Кавказа. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.—Л. : 340—353, 2 рис., библ. 35 назв.

От редактора. В кн.: Д. В. Лебедев. Введение в ботаническую литературу СССР. М.—Л. : 3—6.

Памяти А. П. Ильинского (1888—1945). Бот. журн., 41, 4 : 607—610, 1 портрет-вклейка, библ. 6 назв.

Разреженная растительность гор степной и пустынной зон. В кн.: Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» м. 1 : 4 000 000. М.—Л. : 840—847, 1 рис., 1 вкл. л., в конце разделов ссылки на библиографию, помещенную в конце книги. (Совместно с Л. Е. Родиным).

Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. Там же : 595—730, 9 рис., 2 вкл. л., в конце разделов ссылки на библиографию, помещенную в конце книги. (Стр. 708—709 и 719—728 написаны Л. Е. Родиным, стр. 706—708 и 714—719 — Н. И. Рубцовым).

Травяная растительность субтропических континентальных районов СССР. В кн.: Вопросы географии. Сборник статей для XVIII Международного географического конгресса. М.—Л. : 217—226, библ. 41 назв.

Associations herbacées des régions subtropicales de L'URSS. В кн.: Essais de géographie. Recueil des articles pour le XVIII Congrès international géographique. М.—Л. : 226—236, библ. 41 назв.

The legend to the «Geobotanical map of the USSR», scale 1 : 4 000 000. Л., Изд. АН СССР : 1—16. (Совместно с Б. Н. Городковым, Т. И. Исаченко и др.).

1957

Краткий обзор геоботанических исследований Ботанического института Академии наук СССР с 1917 по 1950 г. Тр. Бот. инст. АН СССР. Сер. 3, 11 : 353—377, библ. 144 назв.

Отдел геоботаники и его роль в развитии советской геоботаники. В кн.: От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.—Л. : 143—173, 1 портрет. (Совместно с В. Д. Александровой).

Памяти Валерия Ивановича Талиева. (22 II 1872—21 II 1932). (К 25-летию со дня смерти). Бот. журн., 42, 9 : 1331—1337, 1 портрет-вклейка.

Памяти Генриетты Ипполитовны Поплавской. [1885—1956]. Бот. журн., 42, 7 : 1115—1120, 1 портрет-вклейка, список работ П. 61 назв. (Совместно с В. Б. Сочавой).

Растительность Гобийских пустынь Монгольской Народной Республики и ее связь с современными геологическими процессами. Бот. журн., 42, 9 : 1361—1382, 1 вкл. л., 15 рис., библ. 18 назв.

Растительный мир [СССР]. В кн.: Большая советская энциклопедия, 50. 2 изд. М. : 74—83, 3 вкл. листа, 11 рис., 2 карты, библ. 22 назв.

Степь. В кн.: Большая советская энциклопедия, 40. 2 изд. М. : 615—616, библ. 11 назв.

[Рецензия]. Pawłowski B. Flora Tatr. Rośliny naczyniowe. T. 1. Warszawa, Państwowe Wyd. Naukowe, (1956). Бот. журн., 42, 3 : 486—487.

1958

На XI международной ботанико-географической экскурсии в Восточных Альпах. 1. Окрестности Вены. [27 VII—7 VIII 1956 г.]. Бот. журн., 43, 1 : 132—141, 4 рис., библ. 29 назв.

На XI международной ботанико-географической экскурсии в Восточных Альпах. 2. Поясность растительности Северных Известняковых Альп и Тироля. [27 VII—7 VIII 1956 г.]. Бот. журн., 43, 2 : 297—311, 6 рис., библ. 24 назв.

О положении лесной части Кавказа в системе ботанико-географического районирования Палеарктики. Бот. журн., 43, 9 : 1237—1253, 9 рис., библ. 50 назв.

Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Пекин : 1—92. [Перевод на китайск. яз. работы из книги «Полевая геоботаника», 1, М.—Л., 1959. Ротапринт].

Перспективный план географической сети заповедников СССР. (Проект). Охрана природы и заповедное дело в СССР, 3 : 3—92, 25 рис. (Совместно с В. Г. Гептнером, С. В. Кириковым, А. Н. Формозовым).

Успехи и основные задачи изучения ботанической географии СССР и сопредельных стран. Изв. АН СССР. Сер. биол., 4 : 385—394, библ. 25 назв., англ. резюме.

1959

Гидротермические факторы, география и экология растительного покрова. Л., Геогр. общ. СССР : 1—9. (Материалы к III съезду Географического общества Союза ССР. Доклады по проблеме «Водно-тепловой режим земной поверхности»). [Ротапринт].

Задачи изучения степей и пустынь Центральной Азии. В кн.: Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Пекин : 95—119. (На китайск. яз.).

Замечания к карте растительности Китая. М. 1 : 4 000 000. 1. Лекция, прочитанная в Отделе экологии и геоботаники. 2. Доклад в Комиссии по природному районированию. Там же : 120—135. (На китайск. яз.).

Замечания по вопросам геоботаники во время поездки по Китаю. 1. Замечания по вопросам геоботаники во время поездки по Внутренней Монголии, провинции Ганьсу и др. 2. Замечания по вопросам геоботанических исследований во время поездки по Южному Китаю. В кн.: Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Пекин : 136—151. (На китайск. яз.).

К семидесятилетию И. В. Ларина. Изв. Всес. геогр. общ., 91, 4 : 361—363, 1 портрет.

О программе работ по изучению биокомплексов в Казахстане. В кн.: Материалы Первой сессии Научного совета по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». (Ленинград, 6—9 апреля 1959 г.). М.—Л. : 27—32 [Ротапринт].

О степной растительности лёссовых холмов в восточной части провинции Ганьсу в КНР. Изв. АН СССР. Сер. биол., 5 : 714—728, 5 рис., библ. 25 назв., англ. резюме.

Общие методические пособия по полевому исследованию растительного покрова. [Библиография]. В кн.: Полевая геоботаника, 1. М.—Л. : 9—10, библ. 37 назв.

Основные задачи изучения растительности Китая. В кн.: Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Пекин : 152—154. (На китайск. яз.).

Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Пекин : 3—94, библ. 133 назв. (Перевод на китайск. яз. работы из книги «Полевая геоботаника», 1. М.—Л., 1959).

Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: Полевая геоботаника, 1, М.—Л. : 13—75, библ. 139 назв.

Предисловие [к «Полевой геоботанике»]. В кн.: Полевая геоботаника, 1. М.—Л. : 5—8. (Совместно с А. А. Корчагиным).

Степи Евразиатской степной области, их география, динамика и история. В кн.: Лавренко Е. М. Степи СССР. Пекин : 213—222, 2 табл. (Перевод на китайск. яз. работы из книги «Вопросы ботаники», 1, М.—Л., 1954).

Степи СССР. В кн.: Лавренко Е. М. Степи СССР. Пекин : 1—212, 45 рис., 5 табл., библ. 452 назв. (Перевод на китайск. яз. работы из книги «Растительность СССР», 2, М.—Л., 1940).

Die Felssteppen der Umgegend von Wien und des Uralten Mediterrangebietes. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, 35 : 114—127, библ. 38 назв.

1960

Геоботаника. В кн.: Советская география. М. : 192—209, 2 портрета, библ. 30 назв.

Гидротермические факторы и география и экология растительного покрова. В кн.: Тепловой и водный режим земной поверхности. Л. : 180—185, библ. 19 назв.

Краткая программная записка по изучению консортивных связей животных и низших растений с доминантными видами высших растений в растительных сообществах. В кн.: Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. М.—Л. : 5—8, библ. 1 назв. (Совместно с Л. В. Арнольди).

О растительности саванн по реке Красной на юге провинции Юньнань (КНР). Тр. Моск. общ. испыт. природы, 3 : 157—170, 4 рис., библ. 19 назв., англ. резюме.

О Сахаро-Гобийской пустынной ботанико-географической области и ее разделении. Докл. АН СССР, 134, 1 : 149—152, библ. 17 назв.

От редакции. В кн.: Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. М.—Л. : 3—4.

Природные оазисы в пустыне Заалтайской Гоби. (Монгольская Народная Республика). В кн.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. Сборник, посвященный 70-летию со дня рождения академика Н. И. Вавилова. М.—Л. : 125—136, 3 рис., библ. 9 назв. (Совместно с А. А. Юнатовым).

1961

Значение биокомплексных исследований для познания природной кормовой площади. (О программе экологических, геоботанических и биоценотических исследований природных пастбищ и сенокосов). В кн.: Материалы Казахстанской конференции по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». (Вторая сессия Научного совета по проблеме бикомплексов. Алма-Ата, 25—30 марта 1960 г.). М.—Л. : 5—15.

О развитии некоторых ценотических типов флоры Древнего Средиземья в связи с альпийским орогенезом. Тр. Ташкентск. гос. унив., Нов. сер., 187 : 17—27, библ. 32 назв.

Опыт изучения биогеоценозов на примере Теллермановской дубравы Воронежской области. Изв. Всес. геогр. общ., 93, 1 : 23—33, библ. 64 назв.

1962

Александр Петрович Шенников. [Некролог. 29 VIII 1888—23 V 1962]. Изв. АН СССР. Сер. биол., 5 : 802—803.

Краткий обзор деятельности Монгольской сельскохозяйственной экспедиции Академии наук СССР 1947—1952 гг. Изв. Всес. геогр. общ., 94, 2 : 168—175. (Совместно с И. Ф. Шульженко).

О новой сводке по флоре Сахары и некоторых соотношениях во флорах пустынь Евразии и Северной Африки. [Ozenda P. Flore du Sahara septentrional et central. Paris (1958)]. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. биол., 67, 1 : 139—146, библ. 12 назв.

Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. М.—Л., Изд. АН СССР : 1—168, 17 рис., библ. 301 назв. (Комаровские чтения, 15).

Памяти Артемия Сергеевича Порецкого. [1901—1942]. Бот. журн., 47, 7 : 1057—1060, 1 портрет, список работ П. 13 назв. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской).

Учение В. Н. Сукачева о биогеоценозе. Сообщ. Лабор. лесоведения АН СССР, 6 : 13—18, библ. 15 назв.

1963

Ареалы некоторых центральноазиатских и северотуранских видов пустынных растений и вопрос о ботанико-географической границе между Средней и Центральной Азией. Бот. журн., 48, 12 : 1741—1761, 10 рис., библ. 22 назв., англ. резюме. (Совместно с Н. И. Никольской).

О работе А. А. Ниценко «О некоторых спорных вопросах теории геоботаники. (В порядке обсуждения)». [Бот. журн., 48, 4, 1963]. Бот. журн., 48, 8 : 1229—1235, библ. 17 назв.

Памяти П. А. Баранова. (1892—1962). Изв. Всес. геогр. общ., 95, 1 : 98—100. (Совместно с Л. Е. Родиным).

[Рецензия]. Завадский К. М. Учение о виде. Л., Изд. Ленингр. унив. (1961). Бот. журн., 48, 8 : 1217—1223.

Человек и флора. Природа, 12 : 69—74, 1 вкл. л., 9 рис.

1964

Ареалы растений. (Азия). М. 1 : 40 000 000. В кн.: Физико-географический атлас мира. М. : 113. (При участии Н. И. Никольской, Г. Ф. Патриевской, О. В. Ребристой и А. И. Толмачева).

Ареалы растений. (Северная Америка). М. 1 : 30 000 000. Там же : 153. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской).

Ареалы растений. (СССР). М. 1 : 20 000 000. Там же : 239. (При участии Н. И. Никольской, Г. Ф. Патриевской, О. В. Ребристой и А. И. Толмачева).

Ботанико-географические доминионы и ареалы растений. Там же : 283—286, 288.

Ботанико-географические доминионы. М. 1 : 80 000 000. Там же : 65.

Задачи советской ботаники. (III съезд Всесоюзного ботанического общества). Вестн. АН СССР, 1 : 111—114. (Совместно с А. А. Юнатовым).

Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. Изв. АН СССР. Сер. биол., 1 : 32—46, библ. 46 назв., англ. резюме.

Почвы, растительный покров и животный мир. Общий обзор. В кн.: Физико-географический атлас мира. М. : 276.

[Рецензия]. Zohary M. On the geobotanical structure of Iran. Bull. Res. Council Israel. Sect. D. Botany, 11 D, (1963). Бот. журн., 49, 4 : 609—617.

Типы вертикальной поясности растительности в горах СССР. В кн.: Современные проблемы географии. М. : 189—195, библ. 9 назв., англ. резюме.

1965

Большое достижение советской ботаники. (К окончанию издания «Флора СССР»). [Доклад, сделанный на общем собрании Отделения общей биологии АН СССР 24 VI 1964 г.]. Изв. АН СССР. Сер. биол., 1 : 162—166.

Ботаники — организаторы Русского ботанического общества. (К 50-летию ВБО). Бот. журн., 50, 12 : 1751—1768, 3 вкл. л., 15 портретов, библ. 39 назв. (Совместно с О. В. Заленским).

К 60-летию Сергея Юльевича Липшица. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. биол., 70, 6 : 143—145, 1 портрет.

Николай Иванович Кузнецов как ученый. (К 100-летию со дня рождения). Бот. журн., 50, 1 : 151—155, 1 вкл. л., 2 портрета.

О некоторых основных задачах изучения географии и истории растительного покрова субаридных и аридных районов СССР и сопредельных стран. Бот. журн., 50, 9 : 1260—1267, англ. резюме.

О распространении в Монгольском Алтае, Джунгарии и Восточном Тянь-Шане некоторых западных видов ковыля. Бот. журн., 50, 10 : 1419—1429, 8 рис., библ. 22 назв., англ. резюме. (Совместно с Н. И. Никольской).

О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков. (Предварительное сообщение). Журн. общ. биологии, 26, 3 : 261—275, 10 рис., библ. 38 назв. (Совместно с В. М. Свешниковой).

Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. В кн.: Проблемы современной ботаники, 2. М.—Л. : 364—378, библ. 46 назв.

Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области. Бот. журн., 50, 1 : 3—15, 1 рис., библ. 25 назв., англ. резюме.

Пятьдесят лет Всесоюзного ботанического общества. Бот. журн., 50, 9 : 1205—1247, библ. 36 назв., приложение (список отделений ВБО). (Совместно с А. А. Юнатовым).

[Реферат]. Kawatani T. and Ohno T. Chromosome numbers in *Artemisia*. Bull. Nat. Inst. Hygienic Sci., 82, (1964). Бот. журн., 50, 10 : 1467—1468. (Совместно с З. Г. Беспаловой).

[Рецензия]. Запрягаева В. И. Дикорастущие плодовые Таджикистана. М.—Л., «Наука», (1964). Бот. журн., 50, 12 : 1747—1750.

1966

Ботанико-географические наблюдения в пустынях Ганьсуйского коридора и на северной окраине гор Наньшаня. Бот. журн., 51, 12 : 1816—1823, библ. 10 назв.

Всесоюзное ботаническое общество и развитие отечественной ботаники. [Доклад на торжественном заседании, посвященном 250-летию БИН АН СССР и 50-летию ВБО, 15 XII 1965]. Журн. общ. биологии, 27, 3 : 382—386.

[Рецензия]. Эйларт Я., Ыйге А. Вийдумяги — заповедник редких растений. Таллин, «Ээсти Раамат», (1965). Бот. журн., 51, 10 : 1526—1527.

[Рецензия]. Florin R. The distribution of conifer and taxad genera in time and space. Acta Horti Bergiani, 20, 4 (1963). Бот. журн., 51, 12 : 1799—1802.

[Рецензия]. Soó R. A magyar flóra és vegetátió rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve, 1. Budapest, Akad. kiadó (1964). Бот. журн., 51, 8 : 1187—1189.

[Рецензия]. Walter H. und Lieth H. Klimadiagramm-Weltatlas. 2 Lief. Jena, G. Fischer (1964). Бот. журн., 51, 7 : 1013—1015.

1967

Ботаническая география и фитоценология (геоботаника). В кн.: Развитие биологии в СССР. 1917—1967. М. : 41—45, 52—64, 1 портрет-вклейка, 5 портретов.

Владимир Николаевич Сукачев. Природа, 6 : 44—52, 1 портрет, 7 рис. (Совместно с К. К. Марковым).

Изучение растительного покрова и развитие геоботаники. В кн.: Развитие наук о Земле в СССР. М. : 419—430, 1 портрет.

Институт ботаники Академии наук Таджикской ССР. Бот. журн., 52, 7 : 1044—1058, 4 рис., библ. 30 назв. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном и О. Г. Степаненко).

О втором издании определителя растений Украины. [Визначник рослин України, 2 вид. Київ, «Урожай» (1965)]. Бот. журн., 52, 6 : 886—889, библ. 17 назв.

О термофильных лесных реликтах на Русской равнине, Южном Урале и в Сибири и о перигляциальной растительности (в связи с работами Г. Э. Гроссета 1958—1966 гг.). Бот. журн., 52, 3 : 405—412, библ. 41 назв.

Основные вопросы изучения биологической продуктивности наземных растений и их сообществ. Бот. журн., 52, 11 : 1549—1562, библ. 40 назв., англ. резюме. (Совместно с В. М. Понятовской).

Развитие ботанической науки в Советском Союзе за 50 лет. Ботаническая география и фитоценология (геоботаника). Бот. журн., 52, 10 : 1433—1448.

Развитие ботанической науки в Советском Союзе за 50 лет. Организация ботанических научно-исследовательских учреждений. Бот. журн., 52, 10 : 1389—1394.

Развитие ботанической науки в Советском Союзе за 50 лет. Систематика растений. Бот. журн., 52, 10 : 1427—1433.

1968

Вклад А. А. Юнатова в познание растительного покрова Центральной Азии. Бот. журн., 53, 10 : 1349—1366, 1 портрет-вклейка, 5 рис., библ. 42 назв.

Генофонд растительного мира СССР и его охрана. В кн.: Ресурсы биосферы на территории СССР. Научные основы рационального использования и охраны. Национальный доклад для Международной конференции по ресурсам биосферы, созываемой ЮНЕСКО в 1968 г. М. : 351—368. (Совместно с Л. В. Денисовой. Ротапринт).

Краткая общая программа изучения биогеоценозов. Бот. журн., 53, 12 : 1766—1780, библ. 13 назв.

Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Л. : 10—15, библ. 1 назв. (Совместно с В. М. Свешниковой).

Об очередных задачах изучения географии растительного покрова в связи с ботанико-географическим районированием СССР. Там же : 45—69, библ. 34 назв.

Памяти Александра Афанасьевича Юнатова. (25 XII 1909—24 X 1967). Бот. журн., 53, 10 : 1493—1500, библ. 82 назв. (Совместно с В. И. Грубовым).

Памяти Владимира Николаевича Сукачева. [1880—1967]. Бот. журн., 53, 2 : 150—154, 2 вкл. л., 3 портрета. (Совместно с Д. В. Лебедевым).

Памяти Николая Ивановича Вавилова. [1887—1943]. Бот. журн., 53, 4 : 427—429, 1 портрет-вклейка.

Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР. Бот. журн., 53, 2 : 155—167, библ. 35 назв. (Совместно с Н. В. Дылисом).

The genetic fund of the USSR flora and its conservation. В кн.: Resources of biosphere on the territory of the USSR. Scientific principles of rational use and conservation. National Report for the International Conference on the Resources of Biosphere, UNESCO, 1968. М. : 294—310. (Совместно с Л. В. Денисовой. Ротапринт).

1969

Граница между степной и пустынной областями в Центральном Казахстане. Бот. журн., 54, 4 : 513—527, 3 рис., библ. 19 назв., англ. резюме. (Совместно с З. В. Карамышевой и Е. И. Рачковской).

Задачи биокомплексных исследований в аридной зоне. Пробл. освоения пустынь, 2 : 3—8, англ. резюме.

К вопросу о границе между степной и пустынной областями в Центральном Казахстане. Пробл. освоения пустынь, 4 : 14—20, библ. 9 назв., англ. резюме. (Совместно с З. В. Карамышевой и Е. И. Рачковской).

Программа-инструкция по организации охраны ботанических объектов. Бот. журн., 54, 8 : 1269—1277, англ. резюме. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской).

РАБОТЫ, ИЗДАННЫЕ ПОД РЕДАКЦИЕЙ Е. М. ЛАВРЕНКО

(Кроме журналов)

Александрова В. Д. и Зубков А. И. Карта растительности Африки. М., Учпедгиз, 1952. В кн.: А. С. Барков. Физическая география. Африка. М., Учпедгиз, 1953. (Редактор карты).

Архарова К. Б. и Лебедев Д. В. Библиографический справочник по «Ботаническому журналу», тома 41—50, 1956—1965 гг. Л., «Наука», 1969. (Ответственный редактор совместно с Д. В. Лебедевым).

Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. Л., «Наука», 1969. (Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 2). (Ответственный редактор совместно с А. А. Юнатовым).

Борисова И. В., Рачковская Е. И., Исаченко Т. И. и др. Карта растительности Северного Казахстана. (Северная часть Кустанайской, Северо-Казахстанская, Кокчетавская, северная часть Акмолинской и Павлодарская области). М. 1 : 1 500 000. В кн.: Природное районирование Северного Казахстана. М.—Л., 1960. (Общая редакция карты). [Карта составлена в 1956 г.].

Вопросы ботаники. 1, 2. М.—Л., Изд. АН СССР, 1954. (Член редколлегии).

Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии. М.—Л., Изд. АН СССР, 1962. (Проблемы ботаники, 6). (Ответственный редактор сборника).

Геоботаническая карта СССР. М. 1 : 4 000 000. На восьми листах. М.—Л., Изд. АН СССР, 1954 (подписана к печати 8.III. 1955). (Руководство и редакция совместно с В. Б. Сочавой).

Геоботаническое районирование СССР. М.—Л., Изд. АН СССР, 1947. (Тр. Комиссии по естественноисторическому районированию СССР, 2, 2). (Редактор выпуска).

Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.—Л., Изд. АН СССР, 1955. (Труды Монгольской комиссии АН СССР, 67). (Ответственный редактор выпуска).

Зубков А. И. Ареалы растений. (Африка). М. 1 : 30 000 000. В кн.: Физико-географический атлас мира. М., 1964 : 132—133. (Редактор карт).

Карта геоботанического районирования СССР. М. 1 : 10 000 000. В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М.—Л., Изд. АН СССР, 1947. (Редактор карты).

Карта растительности Европейской части СССР. М. 1 : 2 500 000. На четырех листах. Л., Изд. АН СССР, 1949. (Ответственный редактор).

Карта растительности Европейской части СССР. М. 1 : 2 500 000. Пояснительный текст. М.—Л., Изд. АН СССР, 1950. (Редактор, совместно с В. Б. Сочавой).

Карта растительности зарубежной Азии. М. 1 : 20 000 000. В кн.: Арманд Д. Л., Добрынин Б. Ф., Ефремов Ю. К. и др. Зарубежная Азия. Физическая география. М., 1956. (Редактор карты).

Карта растительности Мира. Учебная, для средней школы. М. 1 : 20 000 000. На четырех листах. М., ГУГК, 1948. (Редактор карты).

Карта растительности Союза Советских Социалистических Республик. М. 1 : 5 000 000. На четырех листах. Л. Изд. АН СССР, 1939. (Ответственный редактор).

Корчагин А. А. Ареалы растений. (Австралия). М. 1 : 25 000 000. В кн.: Физико-географический атлас мира. М., 1964 : 186, 188. (Общая редакция карт).

Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением и созданием устойчивой кормовой базы на юге европейской части СССР. М., Изд. АН СССР, 1952. (Ответственный редактор совместно с В. Н. Сукачевым и И. В. Лариным).

Лебедев Д. В. Введение в ботаническую литературу СССР. М.—Л., Изд. АН СССР, 1956. (Ответственный редактор).

Липшиц С. Ю. Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь. 3, 4. М., Изд. МОИП, 1950—1952. (Член редколлегии).

Лукичева А. Н. Ареалы растений. (Азия). М. 1 : 40 000 000. В кн.: Физико-географический атлас мира. М., 1964 : 112. (Общая редакция карты).

Лукичева А. Н. Ареалы растений. (Европа). М. 1 : 17 500 000. Там же : 92, 93. (Общая редакция карты).

Материалы по истории флоры и растительности СССР. 1, 2. М.—Л., Изд. АН СССР, 1941—1946. (Член редколлегии).

Охрана природы и заповедное дело в СССР. Бюллетень № 3. М., Изд. АН СССР, 1958. (Комиссия по охране природы). (Редактор выпуска совместно с С. В. Кириковым).

Охорона пам'яток природи на Україні. 1. 2. Харків. 1927, 1928. (Редакция совместно с А. С. Федоровским).

Памятка коннику по применению местных кормов зимою. Л., Лениздат, 1943. (Ботанический институт АН СССР). (Редактор совместно с М. М. Ильиным и Б. А. Тихомировым).

Полевая геоботаника. 1, 2, 3. М.—Л., Изд. АН СССР и «Наука», 1959—1964. (Общая редакция совместно с А. А. Корчагиным).

Пояснительный текст к картам геоморфологической, растительности и природного районирования Целинного края Северного Казахстана. (Кустанайская, Северо-Казахстанская, Кокчетавская, б. Акмолинская и Павлодарская области). М., Изд. АН СССР, 1961. (Редактор совместно с Б. А. Федоровичем).

Пояснительный текст к карте растительности СССР в масштабе 1 : 5 000 000. М.—Л., Изд. АН СССР, 1941. (Ответственный редактор).

Природное районирование Северного Казахстана. (Кустанайская, Северо-Казахстанская, Кокчетавская, Акмолинская и Павлодарская области). М.—Л., Изд. АН СССР, 1960. (Член редколлегии).

Проблемы палеогеографии четвертичного периода. М.—Л., Изд. АН СССР, 1946. (Тр. Инст. геогр. АН СССР, 37). (Член редколлегии выпуска).

Проблемы современной ботаники. 1, 2. М.—Л., «Наука», 1965. (Ответственный редактор).

Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. М.—Л., Изд. АН СССР, 1960. (Ответственный редактор совместно с Б. А. Быковым).

Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» м. 1. 4 000 000. 1, 2. М.—Л., Изд. АН СССР, 1956. (Редакция совместно с В. Б. Сочавой).

Родин Л. Е. Ареалы растений. (Южная Америка). М. 1 : 30 000 000. В кн.: Физико-географический атлас мира. М., 1964 : 172, 173. (Общая редакция карт).

Семенова-Тян-Шанская А. М. Ареалы растений. (Северная Америка). М. 1 : 30 000 000. В кн.: Физико-географический атлас мира. М., 1964 : 152. (Общая редакция карты).

Соколов С. Я. при участии Юнатова А. А. Ареалы растений. (СССР). М. 1 : 20 000 000. В кн.: Физико-географический атлас мира. М., 1964 : 242. (Общая редакция карты).

Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Серия 3. Геоботаника. 4—9, 11, 13, 15. М.—Л., Изд. АН СССР. 1940—1963. (Ответственный редактор, член редколлегии).

Физико-географический атлас мира. М., ГУГК, 1964. (Член президиума редколлегии).

Флора УСРР. Визначник квіткових та вищих спорових рослин УСРР. 1. Київ, Держ. вид. колгоспної і радгоспної літератури УСРР, 1935. (Заместитель редактора).

Флора УСРР. 1. Київ. Вид. АН УСРР, 1936. (Член редколлегии).
Флора УРСР. 2. Київ, Вид. АН УРСР, 1940. (Редактор тома).
Юнатов А. А. Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. М.—Л., Изд. АН СССР, 1954. (Труды Монгольской комиссии АН СССР, 56). (Ответственный редактор выпуска).
Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.—Л., Изд. АН СССР, 1950. (Труды Монгольской комиссии АН СССР, 39). (Ответственный редактор).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 XII 1969).

МЕЖДУНАРОДНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ КОНГРЕСС

УДК (100) : 58 (063)

О РАБОТЕ И РЕШЕНИЯХ XI МЕЖДУНАРОДНОГО БОТАНИЧЕСКОГО КОНГРЕССА [1]

B. A. YURTSEV. ON THE ACTIVITY OF THE XI-TH INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS

С 24 августа по 2 сентября 1969 г. в г. Сиэтле (штат Вашингтон, США) происходил XI Международный ботанический конгресс.

Конгресс явился грандиозным всемирным форумом ботаников. Согласно официально опубликованным данным, он привлек 7.5 тысяч посетителей, из которых 3800 являлись членами конгресса (включая студентов, плативших меньший вступительный взнос); остальные 3700 человек в основной своей массе прибыли как родственники членов конгресса; 700 из них уплатили особый вступительный взнос и считались «ассоциированными членами».

В опубликованную к моменту открытия конгресса программу заседаний было включено свыше 1500 докладов, подавляющее большинство которых было прочитано. Одновременно работало 9 секций, причем иногда в пределах одной секции происходило до 5 параллельных заседаний.

Для того чтобы разобраться в этом почти необозримом потоке информации, отобрать самое интересное и ценное, требуются усилия целого коллектива. Поэтому в настоящем сообщении я смогу рассказать в самых общих чертах лишь о тематике, об основных направлениях работы конгресса, как была организована работа, но, конечно, не о содержании самих докладов, даже самых значительных. Вместе с тем материалы, доложенные на конгрессе, действительно заслуживают самого внимательного изучения, для чего можно воспользоваться публикациями конгресса. Все члены конгресса получили при регистрации вместе с программой [2] объемистый том кратких тезисов (abstracts) большинства докладов [3] и, кроме того, ряд монографий и специальных номеров журналов, в том числе «Краткую историю ботаники в Соединенных Штатах»; каталог выставки ботанического искусства и иллюстраций XX столетия, организованной при конгрессе Хантовской ботанической библиотекой; специальный выпуск «Мадроно» (западноамериканского журнала ботаники, издаваемого Ботаническим обществом Калифорнии; т. 20, № 3), с 4 обобщающими работами по современной ботанической географии и истории флоры Притихоокеанского Северо-Запада; отдельный оттиск из журнала «Хантия», 1969, № 3, с работой Джона Томаса «Ботанические исследования в Вашингтоне, Орегоне, Калифорнии и смежных областях»; иллюстрированный путеводитель по Арборетуму университета штата Вашингтон и специальный выпуск бюллетеня этого Арборетума (т. XXXII, № 2). Труды конгресса (тексты докладов на основных симпозиумах) предполагается издать к маю 1970 г. Упомяну также изданный во время работы конгресса указатель временных адресов всех участников конгресса в Сиэтле, почти ежедневно издававшиеся информационные бюллетени и т. д. Участники заседания 6-й секции, посвященного растительности Притихоокеанского Северо-Запада (области, в которой расположен Сиэтл), могли получить по экземпляру прекрасно иллюстрированной детальной сводки Дж. Франклина и С. Дёрниса «Растительность Орегона и Вашингтона».[4]

---

[1] Доклад на IV Делегатском собрании Всесоюзного ботанического общества в г. Тбилиси 7 октября 1969 г.

[2] General Information and Program. XI International Botanical Congress. University of Washington, Seattle, USA. August 24—September 2, 1969.

[3] Abstracts of the papers presented at the XI International Botanical Congress, August 24—September 2, 1969, and the International Wood Chemistry Symposium, September 2—4, 1969. Seattle, Washington.

[4] J. F. Franklin a. C. T. Dyrness. (1969). Vegetation of Oregon a. Washington. Portland, Oregon.

Насколько представителен был конгресс? Уже приведенные данные о числе участников говорят сами за себя. Однако представительство разных стран на конгрессе, конечно, было очень неравномерным. Наиболее внушительно была представлена страна — организатор конгресса; на большинстве заседаний докладчики из США явно преобладали, а иногда и делали все доклады. Достаточно хорошо были представлены Канада, Англия, Австралия, Индия. XI Международный ботанический конгресс был англоязычным, хотя всем докладчикам предоставлялось право делать доклад на любом языке, равно как и публиковать тезисы. Но почти никто не захотел воспользоваться этим правом, так как в первых же циркулярах сообщалось, что синхронного перевода на другие языки организовано не будет. Из западноевропейских стран лучше других была представлена Федеративная Республика Германия, несколько слабее Франция и Италия. Довольно много было докладчиков из скандинавских стран, мало из стран народной демократии. Советский Союз был представлен 33 ботаниками, преимущественно из институтов и ботанических садов Академии наук СССР и союзных республик. Главой делегации был акад. Н. В. Цицин (Главный ботанический сад АН СССР, Москва). Назову фамилии ботаников, представлявших Советский Союз на конгрессе, сгруппированные по республикам, городам и организациям.

Р С Ф С Р, Москва, Институт физиологии АН СССР — Б. Б. Вартапетян*,[1] Р. Х. Турецкая*, М. Х. Чайлахян*; Институт биофизики АН СССР — С. В. Тагеева*; Институт биохимии АН СССР — А. А. Красновский*; Институт микробиологии АН СССР — Е. Н. Мишустин; Главный ботанический сад АН СССР — П. И. Лапин, С. А. Туманян*, Н. В. Цицин*; Университет имени Лумумбы — Ж. Г. Галенко; Ленинград, Ботанический институт АН СССР — О. В. Заленский*, А. Л. Тахтаджян, Ан. А. Федоров*, Б. А. Юрцев*; Иркутск, Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР — Л. И. Малышев* (лаборатория флоры и растительных ресурсов), Ф. Э. Реймерс, Р. К. Саляев*; Новосибирск, Ботанический сад СО АН СССР — А. В. Куминова.

Грузинская ССР, Тбилиси, Институт ботаники — З. И. Гвинианидзе*, Л. И. Джапаридзе*, Э. Н. Кецховали*; Сухуми, Ботанический сад АН СССР — Г. Г. Айба.

Армянская ССР, Ереван, Институт ботаники АН Армянской ССР — В. О. Казарян*, Я. И. Мулкиджанян.

Азербайджанская ССР, Баку, Институт ботаники Азербайджанской ССР — Н. И. Караева*.

Украинская ССР, Киев, Институт ботаники Украинской ССР — К. М. Ситник*.

Молдавская ССР, Кишинев, Ботанический сад Молдавской ССР — Б. Т. Матиенко*, А. А. Чеботарь*.

Белорусская ССР, Минск, Институт ботаники Белорусской ССР — А. А. Шлык*.

Узбекская ССР, Ташкент, Ботанический сад АН Узбекской ССР — Ф. Н. Русанов*; Среднеазиатский государственный университет — И. А. Райкова.

Казахская ССР, Алма-Ата, Ботанический сад Казахской ССР — Э. К. Узенбаев.

Литовская ССР, Вильнюс, Институт микробиологии АН Литовской ССР— К. К. Янкевичус *.

В целом, как было отмечено во вступительной речи президента конгресса на его открытии, советская делегация на XI конгрессе была более многочисленной, чем на всех предыдущих ботанических конгрессах.[2]

Некоторые советские ботаники удостоились чести избрания в почетные вице-президенты конгресса. Семеро из 66 почетных вице-президентов были наши ученые, а именно: А. Н. Белозерский, М. Х. Чайлахян, Ан. А. Федоров, Ан. Л. Курсанов, А. Л. Тахтаджян, Н. В. Цицин и . . . К. А. Тимирязев (!?). Последнее избрание явилось для нас некоторой неожиданностью: ведь ни Линней, ни Дарвин не вошли в число почетных вице-президентов.

Действующими вице-президентами конгресса являлись американские ученые К. Рейпер и Р. Роллинз, президентом — К. Тиманн, исполнительным директором — Джордж Фишер.

Советские ботаники участвовали в работе ряда комитетов: А. Л. Тахтаджян — в комитете по будущим конгрессам, Ан. А. Федоров — в комитете по резолюциям. О. В. Заленский был председателем одного из заседаний секции метаболической ботаники.

Кратко охарактеризую основные формы работы конгресса.

Научные заседания. В утренние часы, с 8.00—8.30 до 11.30—12.30, происходили симпозиумы, на которых ставилось обычно 4—5 докладов, причем на 1 доклад отводилось до 40 минут. После обеденного перерыва — с 1.30—2.00 — начинались дневные заседания, на которых зачитывались короткие доклады (contributed papers), до 12—13 докладов на одном заседании. Каждому докладчику предоставлялось 15 минут (вместе с обсуждением). Дневные заседания нередко (хотя и далеко не всегда) также были посвящены одной крупной теме или определенному научному

---

[1] Звездочкой отмечены советские ботаники, выступившие с докладом на конгрессе.

[2] Из 24 докладов, сделанных советскими ботаниками на конгрессе, 6 были подготовлены по предложению оргкомитета и слушались на симпозиумах (их названия приведены ниже).

направлению. На более позднее время — 15.30—16.00 — назначались доклады-демонстрации, демонстрации фильмов, встречи ботанических организаций и т. д.; вечернее время — с 19.00—20.00 — отводилось открытым дискуссиям, нередко тематически продолжавшим утренние симпозиумы.[1]

Пленарных заседаний было немного.

На вечернем заседании 24 августа состоялось открытие конгресса. Вступительную речь произнес президент конгресса **К. Тиманн**, приветствовавший некоторые делегации на их языках (советскую — на русском). Далее Тиманн остановился на исключительном значении ботанических исследований для всего человечества, превосходящем значение успехов в освоении космоса. Среди основных проблем, разрешение которых невозможно без активного участия ботаников, были названы следующие: преодоление угрожающих последствий загрязнения атмосферы и водоемов; охрана генофонда биосферы, этого драгоценного потенциального резерва человечества, от необдуманного уничтожения многих видов растений и животных; обеспечение продовольствием быстро растущего населения Земли.

Вслед за тем с приветствиями выступили мэр г. Сиэтла, президент местного университета, на территории которого проходил конгресс, и губернатор штата Вашингтон; далее зачитывались послания президента Международного союза биологических наук, президента Национальной Академии наук США и президента США.

Утром 28 августа состоялся пленарный симпозиум, посвященный проблеме мирового снабжения пищей (доклады на этом симпозиуме были изданы отдельной книгой, раздававшейся участникам заседания).[2]

С вступительным словом «Что могут сделать ботаники» выступил председатель симпозиума **ван Овербеек**. Он подчеркнул, что ботаники несут ответственность за разрешение всемирной продовольственной проблемы и должны использовать все возможности для того, чтобы внести свой вклад. Докладчик иллюстрировал примерами два из возможных путей к решению этой проблемы: первый связан с успехами молекулярной биологии (возможность в будущем переноса блока генетической информации в виде частей молекул ДНК от синезеленых водорослей, обладающих способностью фотосинтетической фиксации азота, в хлоропласты хлебных злаков), второй путь связан с распространением ботанических знаний среди населения. Далее с развернутыми докладами выступили директор медицинского центра Нью-Йоркского университета **И. Л. Веннет** («Проблемы всемирного снабжения продовольствием»), **Н. Пири** («Растения как источники белковой пищи»), **Р. Чендлер** («Новые горизонты для древней культуры — проблема риса»), **К. Г. Геде́н** («Возможности микробных источников пищи»).

Вечером 31 августа был организован пленарный симпозиум по проблеме взаимосвязей между ботаникой и геологией; днем 1 сентября — пленарная дискуссия о будущем ботанических конгрессов.

Утром и днем 2 сентября происходило пленарное заключительное заседание (утверждение резолюций, утверждение состава ряда выборных органов, вручение памятных медалей, обсуждение вопроса о времени и месте будущего конгресса).

Остальные заседания были секционными. Достойно упоминания, что многие доклады заканчивались продолжительной дискуссией, которая часто проходила в живом непринужденном тоне, нередко с большой дозой юмора. Дискуссия велась на всей территории зала, так как участвовавшие в ней выступали со своих мест. В организации обсуждения определенная роль принадлежала председателю заседания, который не только предоставлял слово выступающим, но и, как правило, давал краткую оценку каждому докладу, а также подводил итоги заседания. Несомненно, что при планировании программы многих заседаний в намерение организаторов входили дискуссии по целому ряду актуальных, остро злободневных вопросов; поэтому и сама программа заседаний была составлена как программа большого научного спора по актуальным проблемам, включая перспективы дальнейшего развития того или иного направления.

Именно так были организованы два симпозиума секции систематической ботаники: «Новые успехи и подходы в систематических исследованиях» под председательством английского ботаника **В. Хейвуда** и «Биосистематика на перепутье» под председательством австрийского ботаника **Ф. Эрендорфера**.

Два утренних симпозиума секции онтогенетической ботаники (developmental botany) так и именовались: panel discussion. 26 августа состоялась подобная дискуссия на тему «Как действуют фитогормоны» под председательством видного американского физиолога **Антона Ланга**, а утром 1 сентября — дискуссия на тему «Как начинаются (вызываются) дифференциация клеток и органогенез» под председательством американского ботаника **Дж. Торрея**; этот вопрос рассматривался последовательно на химическом и клеточном уровне, на уровне ткани и органа и, наконец, на уровне организма.

В качестве примера организации такой дискуссии приведу программу симпозиума: «Биосистематика на перепутье». Программа заседания была разделена на 4 части. Первая часть называлась «Биосистематика: еще жива (жизненна)?». Она включала два доклада: **Г. Мерксмюллера** из ФРГ (название доклада совпадало с вышеприведенным) и **Г. Вагнера** из США «Биосистематика: насколько важна для фундаментальной эво-

---

[1] На конец дня назначались также такие мероприятия, как прием мэром города Сиэтла участников конгресса, прием иностранных ботаников горожанами Сиэтла, поездка в «Индианскую деревню» на прогулочном пароходе по заливу Пьюджет Саунд и т. д.

[2] XI International Botanical Congress. All-Congress Symposium: World Food Supply. August 28, 1969, Seattle, Washington.

люционной систематики?» и включенное в программу выступление **Л. Джонсона** (Австралия). Вторая часть «Гибридизация: насколько важна в эволюции?» включала два доклада: австралийского ботаника **Г. Барбера** «Гибридизация и эволюция растений» и швейцарского ботаника **Ц. Кука** «Трансгрессивная вариация и адаптация». Третья часть называлась «Хромосомные изменения: надежные показатели направления эволюции?». В ней были заслушаны два доклада: **К. Джонса** (Англия) «Изменение хромосом и направление эволюции» и **В. Льюиса** (США) «Изменение хромосом». Название 4-й части «Эволюция: пути и типы?». В программу были включены доклады **Г. Стебинса** (США) «Биосистематика: прямая дорога к пониманию эволюции» и **Г. Рюнемарка** (Швеция) «Биосистематика: роль малых популяций в дифференциации растений», а также выступление **Р. Орндафа** (США).

Конечно, программа большинства заседаний была весьма насыщенной. Поэтому организаторы конгресса стремились всячески стимулировать в с т р е ч и у ч а с т н и к о в к о н г р е с с а и в н е з а с е д а н и й. Многочисленные встречи представителей разных отраслей ботаники, равно как и многих общественных организаций ботаников, были заранее включены в программу конгресса; они проводились в последние дни перед его открытием и в вечерние часы во время работы конгресса. Некоторые из них носили форму банкетов. И, может быть, самые интересные беседы, встречи, споры происходили стихийно в кулуарах конгресса, в часы отдыха делегатов, во время экскурсий. В целом это в т о р о е н а п р а в л е н и е работы конгресса следует признать едва ли не самым важным и самым плодотворным. Из деятельности международных ботанических организаций в качестве примера приведу работу бюро номенклатуры, заседания которого проходили в дни перед конгрессом. Впрочем, никаких особо существенных изменений в Международный кодекс ботанической номенклатуры не было внесено. Предложение Кронквиста, Тахтаджяна и Циммермана о типификации и закреплении названий высших таксонов пока не было утверждено, и для дальнейшего изучения его была создана комиссия под председательством Артура Кронквиста (США).

Т р е т ь и м н а п р а в л е н и е м работы конгресса — весьма существенным, особенно для гостей, ботаников из других стран, — было п р о в е д е н и е б о т а н и ч е с к и х э к с к у р с и й. Американскими ботаниками была детально разработана и хорошо подготовлена серия маршрутов, включавшая 14 маршрутов до конгресса длительностью от 4 до 23 дней и стоимостью от 100 до 445 долларов (самые большие — в Гранд-Каньон и в Йелоустонский национальный парк), 5 — после конгресса (длительностью 5—14 дней) и 27 более коротких маршрутов в период конгресса в районе Сиэтла длительностью от половины дня до двух дней (суббота—воскресенье); суббота 30 сентября была для всех днем экскурсий, свободным от заседаний. Для каждой экскурсии выделялся квалифицированный руководитель (leader) из числа опытных ботаников, нередко с несколькими помощниками; к каждому маршруту была отпечатана на ротопринте серия пособий, включавшая характеристику природных условий, растительности, списки растений основных растительных сообществ, списки основных растений, которые могли быть встречены в ходе маршрута. Гербаризация, однако, не разрешалась, поскольку большинство остановок было приурочено к заповедникам— национальным паркам. В ряде случаев по ходу маршрута к экскурсантам присоединялись местные ботаники, знатоки флоры и растительности того или иного отрезка маршрута, дававшие пояснения на этом участке. Помимо ботанических пособий, экскурсанты получили подробные картосхемы, разнообразные рекламные проспекты, специальные выпуски местных газет, фотографии ландшафтов, оттиски научных статей.

Нужно сказать, что для осмотра природы самой живописной и разнообразной части территории США — Кордильерской Америки — место для проведения конгресса (город Сиэтл на побережье залива Пьюджет Саунд [Puget Sound], между Олимпийскими и Каскадными горами) было выбрано удачно. Советские научные туристы участвовали в предконгрессном 4-дневном маршруте № 6 (поездка от Сан-Франциско до Сиэтла вдоль побережья через леса из *Sequoia sempervirens* и другие) и в 1-дневной поездке к высокому вулкану — г. Рейние (Каскады), территория которого является национальным парком.

Ч е т в е р т о е н а п р а в л е н и е работы конгресса — организация многочисленных выставок ботанической литературы, ботанического оборудования и приборов (в том числе компьютера, определяющего растения), тематических выставок и также выставки верескоцветных, выращиваемых в открытом грунте на северо-западе Америки. В организации выставок приняли участие крупнейшие американские и зарубежные издательства естественнонаучной литературы, крупные фирмы, изготовляющие лабораторное оборудование, Хантовская ботаническая библиотека.

То, что данный конгресс был организован страной, имеющей мощную индустрию и высоко развитое сельское хозяйство, разветвленную сеть международных связей, великолепную систему университетского образования и обширную сеть научно-исследовательских институтов — все это наложило яркий отпечаток на характер работы конгресса, его направление, его тематику. Акцент безусловно был сделан на молодые бурно развивающиеся в настоящее время отрасли ботаники (и биологии вообще). Что же касается классических отраслей ботаники, таких как морфология или систематика растений, то и они предстали как бы омоложенными, обогащенными новыми

подходами, новыми методами, рожденными на стыке разных научных дисциплин, отчасти благодаря достигнутому в последнее время прогрессу в технической вооруженности науки. Нельзя не отметить и все расширяющееся применение математики в разных разделах ботаники (включая систематику и флористику), а также использование электронных счетных машин в ботанических исследованиях разного рода.

Сама секционная структура конгресса не может быть признана четкой. Упор явно делался не на размежевание разных дисциплин, а на рабочий, творческий синтез данных, методов, подходов разных отраслей ботаники. Многие заседания были организованы несколькими секциями одновременно, и отнесение их к той или иной секции было во многом условным. Пожалуй, наиболее сборной и разнохарактерной была программа 6-й секции: экологической и эволюционной ботаники, куда влились доклады по фитоценологии, географии растений, собственно экологии, палеоботанике, палинологии, репродуктивной биологии и т. д. В какой-то мере, быть может, в секционной структуре конгресса отразилось представление о различных уровнях изучения биологических систем — от молекулярного до популяционно-видового. Однако надвидовой уровень (или уровни) — уровень фитоценозов, экосистем или еще выше — флор, растительного покрова, биостромы, биосферы — не был вычленен.

Очень кратко охарактеризую тематику заседаний секций, на основании которой можно отчасти судить об узловых проблемах современного развития разных отраслей ботаники.

Секция 1 — молекулярной ботаники — по своему профилю соответствовала биофизике и отчасти биохимии. Проведено 10 симпозиумов, 13 заседаний с короткими докладами, 3 вечерние дискуссии. Из тем симпозиумов и других заседаний отмечу лишь некоторые: молекулярная основа регуляции генной активности; молекулярная организация генного материала; структура и репликация растительных вирусов; конформационные изменения мембран, участвующих в переносе энергии; контроль деятельности ферментов; серия заседаний по фотосинтезу (транспорт электронов в связи с фотофосфорилированием; поглощение кванта [1] и т. д.); серии заседаний по нуклеиновым кислотам, пластидам, мембранам, органеллам.

Секция 2 — метаболической ботаники — в основном включала все разделы физиологии, изучающие метаболизм растений на уровне клетки и ткани, отчасти органа и организма. Состоялось 9 симпозиумов, 15 заседаний с короткими докладами, 3 вечерние дискуссии. Тема заседаний: передвижение воды через клеточные мембраны; поглощение и передвижение ионов; поглощение и передвижение органических молекул; компартментация метаболических реакций в растительных клетках; усвоение азота и фосфора; биологическая фиксация азота; водный режим; энзимы и регуляция метаболизма; транслокация (несколько заседаний); контролирующее влияние света на дыхание; световое дыхание; метаболизм в системе растение-хозяин—паразит; биосинтез уникальных растительных веществ и т. д.

Секция 3 — структурной ботаники — включала вопросы изучения растительных структур на всех уровнях организации — от ультраструктур до целого организма и, соответственно, объединяла проблемы цитологии, гистологии, анатомии и морфологии растений, в том числе палеоботанический аспект проблем. Проведено 7 симпозиумов, 15 заседаний с короткими докладами. Вот некоторые темы заседаний: репродуктивные органы у семенных растений (несколько заседаний); вегетативные органы семенных растений (несколько заседаний); несколько заседаний по клеточным стенкам (структура, состав, метаболизм; структура и синтез компонентов; процессы при росте клеточных стенок); микроспорогенез и тонкая структура пыльцы; анатомия древесины; ряд заседаний по разным группам споровых растений (гормональный контроль полового процесса у водорослей и грибов; морфология, ультраструктура и репродукция мхов и папоротникообразных; то же у водорослей, и т. д.); большие эволюционные события и геологическая летопись растений и т. д. Очень часто вопросы структуры рассматривались в динамическом аспекте развития (в онтогенезе и филогенезе) и в тесной связи с функцией этих структур на совместных заседаниях с другими секциями.

Секция 4 — онтогенетической ботаники (developmental botany) — включала вопросы физиологии развития как растения в целом, так и отдельных его органов, тканей, клеток и их органелл. Проведено 4 симпозиума, 2 симпозиума в форме дискуссий (темы их уже приводились), 28 заседаний с короткими докладами, 1 заседание с «заказными» докладами, на тему «Новые открытия и идеи в онтогенетической ботанике» (2 из 7 докладов сделаны советскими ботаниками: **М. Х. Чайлахяном** — «Цветение и фотопериодизм растений» и **В. О. Казаряном** — «Физиологические аспекты старения высших растений»). Назову темы других заседаний: ранние реакции при фото- и геотропизме; серия докладов о гормонах и регуляторах (гормоны и клеточный метаболизм; регуляция роста и развития гормонами; реакция на синтетические регуляторы и др.); контроль роста и метаболизма растений применением химикалей; фитохром и фотоморфогенез (симпозиум и 2 заседания); поведение хромосом во время митотического и мейотического циклов деления клеток; клеточные деления, синтез и содержание ДНК — в отношении к проблеме развития; опухоли; каллус — индукция, питание, структура; люминесценция — ритмические явления; серия заседаний по движению растений; развитие под влиянием повреждения и патогенов; метаболизм, рост и развитие; старение; прорастание семян, покой; физиология цветения; куль-

[1] Один из четырех докладов на симпозиуме «Фотосинтез. I. Поглощение кванта» был сделан А. А. Красновским на тему «Фотохимия хлорофилла».

тура и инициация образования органов; реакции на необычную среду (вибрации, гипогравитация, ионизация, ультрафиолетовое облучение) и др. Специальные заседания были посвящены проблемам развития в разных группах организмов и на разных уровнях организаций живого.

Секция 5 — генетической и цитогенетической ботаники — охватывала вопросы генетики и цитогенетики растений, генетики популяций. Состоялось 4 симпозиума, 6 заседаний с короткими докладами. Темы заседаний: цитогенетика; генетические основы патогенеза; сравнительная молекулярная генетика; генетика и улучшение растений; физиологическая и мутационная генетика высших растений; физиологическая генетика низших растений, включая патогенез; популяционная генетика и скрещивание растений; генетическая рекомбинация и ее контролирование; генетика развития высших растений.

Секция 6 — экологической и эволюционной ботаники — включала главным образом проблемы экологии — в онтогенетическом и эволюционном аспектах, а также проблемы геоботаники, биоценологии и биогеоценологии (экосистемы), в том числе и палеоботанический аспект этих проблем. Проведено 9 симпозиумов, 23 заседания с короткими докладами, 4 вечерние дискуссии. Темы заседаний: происхождение и эволюция примитивных биосистем (включая проблему происхождения жизни); эволюция в крайних условиях среды; генетическая экология (генэкология) системы скрещивания и структура популяций; адаптация; биохимические основы адаптации; количественный анализ экосистем; энергетические отношения и продуктивность (вопросы биологической продуктивности); поток энергии и питательных веществ через экосистемы (включая вопросы математического моделирования экосистем); растительность Притихоокеанского Северо-Запада (2 заседания); картирование и распространение растений; репродуктивная ботаника (вопросы сопряженной эволюции растений и животных); экология и эволюция отношений хозяина и паразита; экология грибов и патология растений; ботаники и охрана растений (дискуссия); аллелопатия (ряд заседаний); физиологическая экология; фотосинтез лесных растений; тропическая экология и эволюция; палинология и палеоботаника; экология покрытосеменных, и др.

Необходимо отметить, что на конгрессе — не только на заседаниях 6-й секции, но и на ряде пленарных заседаний (в том числе и во вступительной речи президента конгресса К. Тиманна) — было подчеркнуто исключительное значение изучения экосистем для решения одной из основных проблем, стоящих перед человечеством, — обеспечения воспроизводства природных ресурсов, в первую очередь необходимых условий жизни человека, в масштабе планеты. Это выдвигает экологию (и экологическую физиологию) растений, геоботанику, биогеоценологию, равно как и целый комплекс взаимосвязанных наук, в число важнейших, актуальнейших отраслей естествознания.

Попутно замечу, что, как при любых исследованиях на уровне организма (и более элементарных уровнях) необходимо определить видовую принадлежность объекта исследований, так и при любых работах по изучению экосистем следует определить место изучаемых экосистем в системе подразделений географической оболочки Земли; а это предполагает разработку естественного районирования экосистем, ландшафтов, климатов, растительного покрова — в планетарном масштабе, а также картирование этих объектов. Далее, работая над созданием моделей природных экосистем, мы должны расчленить проблему на две задачи: а) создание общей модели любой экосистемы; б) создание моделей устойчивых, в том числе и наиболее продуктивных природных экосистем, что делает весьма актуальным сукцессионный анализ растительного покрова.

Секция 7 — систематической ботаники — была намного более цельной. Если геоботаника (в широком смысле) была относительно слабо представлена в программе работы конгресса,[1] то этого никак нельзя сказать про систематику растений. Самые различные отрасли ботаники и самые различные уровни ботанических исследований давали выход в систематику, которая, таким образом, выступала как бы альфой и омегой любого направления ботанических исследований. И, если вдуматься, это не случайно.

Каждое ботаническое исследование начинается с идентификации объекта, иначе просто невозможно точно описать результаты наблюдения. Выявив любую закономерность на том или ином ботаническом объекте, мы затем неизбежно задаемся вопросом: «насколько широко распространена эта закономерность в мире растений?», что делает необходимым исследование в том же отношении и других таксонов (различного ранга)? Тем самым обогащается и систематика, которая приобретает новые возможности для выяснения истинного родства таксонов и их эволюции в прошлом, данные же других отраслей ботаники получают эволюционную перспективу. И сейчас, в связи с бурным прогрессом биохимии, биофизики, физиологии растений, проникновением в тайны тончайшей структуры растений, мы как раз и наблюдаем резкое расширение арсенала средств таксономии. Кроме того, — и это также нашло свое отражение в тематике докладов — все чаще появляются попытки применения математических методов для нужд таксономии, для сортировки и классификации видов, а также все чаще используется для этой же цели современная вычислительная техника (электронно-счетные машины).

[1] Отчасти это можно объяснить тем, что одновременно в Пенсильвании проходил большой симпозиум по количественной экологии.

Пожалуй, наиболее полно на трибунах конгресса обсуждались проблемы биосистематики, микроэволюции, внутривидовой систематики, с одной стороны, и филогенетической систематики, т. е. большой эволюции, — с другой; несколько меньшее внимание уделялось результатам таксономических обработок традиционным, классическим, морфолого-географическим методом таких таксонов, как роды и семейства, с которыми обычно и имеет дело основная масса профессионалов-систематиков. Но то, что новые методы были выдвинуты на первый план в программе конгресса, не вполне соответствует (пропорционально) их удельному весу в современной таксономии, на данном этапе, по-видимому, оправдано, так как именно эти методы, переживая период становления, нуждаются в первоочередном обсуждении и апробации. Хотелось бы только, чтобы эти новые методы применялись не изолированно, а в комплексе с испытанным морфолого-эколого-географическим методом. А это возможно либо при комплексировании усилий нескольких специалистов с систематиком-профессионалом во главе, либо, осуществить эту задачу может специалист (желательно систематик по призванию), овладевший несколькими методами. Термины хемотаксономия, цитотаксономия, нумерическая таксономия, мне кажется, правомерны только как синонимы названий соответствующих методов единой науки — таксономии, но не как названия самодовлеющих дисциплин.

Проблемы исторической фитогеографии, флорогенетики, науки об истории развития флор (представляющей собой как бы проекцию истории развития всех таксонов любого ранга, в первую очередь видов и рас, на историю развития ландшафтной оболочки планеты в целом) получили очень слабое отражение на конгрессе (состоялся только один симпозиум: «Флористика и палеофлористика Восточной Азии и Северной Америки», на котором были заслушаны 5 докладов, из них 3 — палеоботанические).[1] Вероятно, это было вызвано тем, что в Соединенных Штатах данное направление развито слабо (надо думать, что на следующем конгрессе, в СССР, соотношение будет иное).

Всего на этой секции состоялось 6 симпозиумов и 17 заседаний с короткими докладами. Темы заседаний (кроме уже названной): флористика северных умеренных областей [2] и проект «Флоры Северной Америки»; [3] биосистематика, покрытосеменные; нумерическая биосистематика; биосистематика на перепутье; новые успехи и подходы в систематических исследованиях; исследование ультраструктур и систематика; хемосистематика (несколько заседаний); химические подходы к систематике; состоялся также ряд заседаний по общей систематике, по систематике крупных разделов растительного царства, по палинологии, морфологии и анатомии, по палеоботанике — в аспекте задач систематики.

Интересно, что хотя слово «флористика» нередко фигурировало в названиях заседаний, докладов, посвященных классификации и анализу флор, почти не было. Хочется подчеркнуть, что составление сводок типа «Флор» — это еще не сама наука о флорах (флористика), а только ее фундамент, строительный материал; это исследования на популяционно-видовом уровне, а не на том уровне, к которому относятся флоры, растительный покров, биострома нашей планеты, представляющие собой сложные многовидовые системы.

Секции 8 и 9 — этноботаники и истории ботаники — провели значительно меньшее число заседаний по сравнению с остальными. Назову темы симпозиумов секции этноботаники: происхождение культурных растений; этнофармакология, ее использование в современной медицине; этноботаника питания. Кроме того, состоялось два заседания с короткими докладами. На последнем из них был доклад канадского ботаника Гертнера «Ботаника для неботаников: наша моральная обязанность».

Секция истории ботаники также провела 5 заседаний. Их темы: создание сегодняшних архивов для будущей истории ботаники: аспекты истории ботаники в тропиках; открытия в науке о растениях XVIII века; история ботаники; история функциональной ботаники. О том, что на заседаниях этой секции речь шла не только о прошлом, но и о будущем ботаники, свидетельствует тема доклада Г. Эстабрука (США) на 4-м из перечисленных заседаний: «Математика и ботаника: друзья или враги?» На заседании, посвященном истории функциональной ботаники, наряду с докладами о биохимической и молекулярной революции в науке (М. Камен, США), о роли университетского профессора в развитии физиологии растений (А. Пирсон, ФРГ) и другими были поставлены два «региональных» доклада: Ашиды «Физиология растений в Японии» и О. В. Заленского «Русский вклад в физиологию растений».

[1] Из ботаникогеографических докладов один (С. Вуд, США) был посвящен востоку Северной Америки, другой — Северо-Востоку Азии (Б. А. Юрцев «Ботаническая география Северо-Восточной Азии и проблема трансберингийских флористических связей»).

[2] На данном симпозиуме заслушали и доклад Ан. А. Федорова «Флористика в СССР».

[3] К сожалению, я не имею возможности специально остановиться на этом интересном, смелом и, как мне кажется, перспективном начинании американских ботаников, на предпринятых ими шагах к созданию «Флоры» нового типа — «Флоры» не как единовременной сводки, а как постоянно действующего мощного аппарата, чутко реагирующего на все новое, в котором усилия коллектива систематиков как бы помножены на электронную память компьютера (о сходном, но более скромном по масштабам предприятии докладывал и канадский ботаник Роланд Бешел).

Решения конгресса утверждались на последнем пленарном заседании. Все они по существу касались социально-биологических (а не собственно ботанических) проблем.

Конгресс постановил обратиться к правительствам с призывом принять меры к охране живых ресурсов планеты, в том числе призвал их бороться с применением токсических веществ (в частности, с неумеренным использованием гербицидов). Вторая резолюция, от голосования за которую наши делегаты воздержались, содержала обращение к правительствам с предложением принять меры к контролю над рождаемостью наряду с заботами о повышении продуктивности сельского хозяйства и воспроизведении природных ресурсов.

Наконец, было принято решение проводить большие ботанические конгрессы через каждые 6 лет, а в перерывах между ними (через 3 года) — малые конгрессы по тематике той или иной крупной отрасли ботаники. Ближайший малый конгресс по таксономии растений намечен на 1972 г.

На заключительном пленарном заседании глава советской делегации акад. Н. В. Цицин внес предложение о проведении следующего большого конгресса в 1975 г. в СССР, в Ленинграде. Это предложение было принято участниками заседания с огромным энтузиазмом. С этого момента на всех советских ботаников легла серьезная, хотя и почетная ответственность за организацию следующего, XII всемирного форума ботаников. Вместе с тем это обязательство должно явиться дополнительным стимулом к дальнейшему развитию нашей ботаники в ближайшее пятилетие.

XI конгресс также утвердил состав ряда выборных общественных органов в рамках Международного союза биологических наук. В бюро секции общей ботаники вошел А. Л. Тахтаджян (в качестве вице-президента; президентом избран К. Тиманн); Тахтаджян также вошел в советы секции фитотаксономии и секции палеоботаники. Президентом международной комиссии ботанических садов избран Н. В. Цицин; в совет международной комиссии по альгологии избрана А. Д. Зинова. М. Х. Чайлахян избран членом Американского ботанического общества.

В заключение необходимо очень высоко оценить гостеприимство американских ботаников и их колоссальную работу по подготовке и проведению конгресса. Мы уже говорили о размахе (не исключавшем, впрочем, и знаменитой «американской деловитости»), с которым был организован конгресс и многочисленные «околоконгрессные» мероприятия (в первую очередь экскурсии). Надо отметить также большую предусмотрительность и заботу устроителей конгресса об устройстве многочисленных участников конгресса и их семей, об их удобстве, отдыхе, питании и даже о развлечениях. Только благодаря возможности полноценного отдыха в условиях большого комфорта участники конгресса смогли выдержать колоссальную нагрузку и напряжение в период работы конгресса. Хочется думать, что наше гостеприимство в период проведения следующего большого конгресса в СССР будет не меньшим.

Б. А. Юрцев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 8 XII 1969).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.3 (47) 58 : 006.22

IV ДЕЛЕГАТСКОЕ СОБРАНИЕ (СЪЕЗД) ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

T. K. GORDEYEVA. FOURTH DELEGATES MEETING OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

В Тбилиси с 7 по 11 октября 1969 г. проходило IV Делегатское собрание (съезд) Всесоюзного ботанического общества. До сих пор почти все всесоюзные съезды, совещания, общие собрания ВБО проводились в Ленинграде. Руководящие организации ВБО решили часть всесоюзных собраний Общества проводить вне Ленинграда, чтобы члены ВБО могли ознакомиться на местах с работой ботанических учреждений и своих коллег, а также принять участие в коллективных экскурсиях в ботанические сады, заповедники, стационары и пр.

Участники IV Делегатского собрания в Тбилиси ознакомились с научной и научно-организационной деятельностью ботаников Грузии и Грузинского ботанического общества. Все заботы, связанные с подготовкой и проведением делегатского собрания, взяли на себя грузинские ботаники.

Работа съезда проходила на общих (пленарных) заседаниях (7 и 9 октября), один день (8 октября) был посвящен заседаниям секций с докладами преимущественно грузинских ботаников.

В работе съезда приняли участие 653 члена Всесоюзного ботанического общества, из них 487 человек с правом решающего голоса, избранных от 49 отделений и Центральной организации. По количеству присутствовавших делегатов этот съезд был самым представительным, что отражает значительное увеличение количества членов нашего Общества (с 3534 в 1963 г. до 5300 в 1969 г.).

Съезд открыл президент Всесоюзного ботанического общества акад. **Е. М. Лавренко**. После краткого вступительного слова президента председательствующий на этом заседании акад. Н. Н. Кецховели предоставил слово Е. М. Лавренко для доклада, составленного им совместно с Ал. А. Федоровым. Тема доклада «Состояние и перспективы развития ботанической науки в Советском Союзе».[1]

С докладом «Ботаника в Грузии за 50 лет» выступил председатель Грузинского ботанического общества **Н. Н. Кецховели**.[2] В докладе «Основные научные итоги изучения флоры и растительности высокогорий» вице-президент Общества и председатель Комиссии ВБО по изучению флоры и растительности высокогорий **А. И. Толмачев** изложил результаты исследований и рассказал о задачах изучения этих территорий в будущем. **А. Л. Тахтаджян** сделал доклад «Задачи биосистематики в СССР». О работе XI Международного ботанического конгресса, который проходил в августе 1969 г. в Сиэтле (США), сообщил участник Конгресса **Б. А. Юрцев**. **П. М. Жуковский** сделал доклад на тему «Спонтанная и экспериментальная интрогрессия у растений», а **О. В. Заленский** — доклад «Физиологический аспект экосистемы и ее изучение».

В прениях по докладам выступил ряд членов ВБО. **Н. С. Камышев** (Воронежское отделение ВБО) подчеркнул практическое и теоретическое значение изучения агрофитоценозов; в настоящее время Воронежское отделение ВБО приступило к подготовке совещания по агрофитоценозам, которое будет проведено в Воронеже в ближайшие годы. **В. В. Скрипчинский** (Ставропольское отделение ВБО) обратил внимание на необходимость усиления работы по охране природы и поделился опытом своей работы в этом направлении. **Н. Н. Кецховели** высказал большие опасения по поводу исчезновения генофонда многих видов растений, в том числе культурных (например, 4 вида пшениц, родиной которых является Грузия, в настоящее время близки к исчезновению). Он рассказал об опыте создания при школах живых музеев старых культур,

---

[1] Доклад опубликован в «Ботаническом журнале» (вып. 3, т. 55, 1970).

[2] Этот доклад Н. Н. Кецховели опубликован в отдельном издании (Изд. «Мецниереба», Тбилиси, 1969).

которых уже нет в настоящее время на полях Грузии. **Ф. Х. Бахтеев** (Центральная организация ВБО) в своем выступлении по поводу доклада А. Л. Тахтаджяна обратил внимание на большое значение трудов Н. И. Вавилова для биосистематики. **К. В. Станюкович** (Таджикское отделение ВБО) информировал съезд об организации Памирского биологического института, созданного на основе Памирской биологической станции и Памирского ботанического сада; он поделился своими соображениями об учете при классификации растительных сообществ таких показателей, как наличие или отсутствие крио- и ксеропауз в развитии основных компонентов этих сообществ.

Второй день съезда был посвящен секционным заседаниям.[1] На заседании секции «Систематика, география и морфология растений» было заслушано 10 докладов грузинских ботаников; кроме того, 2 доклада сделали гости — первый доклад «Применение электронно-вычислительных машин в систематике растений» был прочитан **В. А. Ефимовой** (г. Орджоникидзе), а второй «О систематике однодольных на эколого-географической основе» **А. П. Хохряковым.** Итоги работы секции были подведены куратором **А. Л. Харадзе** и доложены на пленарном заседании.

На секции «Геоботаника и ботанические сады» присутствовало около 300 членов ВБО. Было заслушано 10 докладов, которые посвящались преимущественно вопросам фитоценологии, палеоботаники и стационарным исследованиям. Три сообщения касались деятельности Батумского, Сухумского и Тбилисского ботанических садов. Председательствовавший на заседании этой секции **В. Б. Сочава** информировал участников съезда о ее работе.

На секционном заседании генетиков и физиологов было заслушано 11 докладов, из них 3 по вопросам генетики. Итоги работы этой секции подвел **М. Х. Чайлахян.**

Последний день работы съезда был посвящен организационным вопросам. Отчетный доклад о научной и научно-организационной деятельности ВБО был сделан ученым секретарем Общества **Т. К. Гордеевой,**[2] отчет ревизионной комиссии — председателем комиссии **М. Я. Школьником.** После утверждения этих отчетных докладов были обсуждены изменения и дополнения к Уставу ВБО (доклад вице-президента Общества **Б. А. Тихомирова**). На заключительном заседании съезд принял резолюцию, в которой работа Общества за отчетный период была одобрена и намечены задачи, стоящие перед советскими ботаниками.

В прениях по отчетному докладу **И. Т. Васильченко** (Центральная организация ВБО) информировал съезд об издании справочника по гербариям Советского Союза (материалы для него уже собраны). Издание этого справочника приобретает особенно большое значение в связи с предстоящим XII Международным ботаническим конгрессом.

И. П. Белоконь (Украинское ботаническое общество) выразил сожаление, что в опубликованном отчете очень кратко отражена деятельность активного Украинского ботанического общества; он высказал пожелание об издании адресной книги членов ВБО, одобрил идею организации отчетных съездов ВБО в разных республиках нашей страны и предложил V Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества провести в Киеве. **М. А. Рещиков** (Бурятское отделение ВБО) рассказал о деятельности этого молодого отделения, которое за сравнительно короткий срок проделало значительную работу по популяризации ботанических знаний, организации ботанического сада, наметило ряд мероприятий по охране природы, в частности редких растений. **М. Я. Школьник** (Центральная организация ВБО) отметил большую работу, проделанную Всесоюзным ботаническим обществом, и выразил сожаление, что до сих пор организационно не оформилось Общество физиологов растений. По его мнению, наши международные связи недостаточны, мало посылается за границу молодых специалистов для освоения новых методов и лучшего обмена информацией о выполненных научных работах в тех или иных учреждениях. Он предложил издавать информационные бюллетени. **С. И. Машкин** (Воронежское отделение ВБО) считает необходимым продолжить издание биографо-библиографического словаря «Русские ботаники». Он внес предложение о создании Госкомитета по охране природы, что позволило бы объединить все заповедники в одну систему. **Г. В. Крылов** (Новосибирское отделение ВБО) отметил, что материалы проведенного съезда свидетельствуют о больших задачах, стоящих перед ботаниками в будущем пятилетии. Несомненно, что забота об охране природы будет по-прежнему в центре деятельности всех отделений, но эту работу нужно поставить на более высокий уровень. В 1970 г. в Новосибирске будет проведено совещание по охране горных ландшафтов СССР. Крылов также обратил внимание присутствующих на вопросы, связанные с хранением гербарных материалов; он считает, что надо разработать единую форму их хранения. **А. К. Ефейкин** (Чувашское отделение ВБО), так же как и С. И. Машкин, указал на необходимость продолжения издания словаря «Русские ботаники». **П. М. Жуковский** (Центральная организация ВБО) отметил, что Всесоюзная Академия сельскохозяйственных наук им. Ленина в настоящее время отстранилась от ботанических исследований, между тем такая проблема, как охрана природы, должна разрабатываться и сельскохозяйственными академиями.

---

[1] Тезисы докладов, прочитанных на заседаниях секций, опубликованы в специальном сборнике «Тезисы докладов Грузинского ботанического общества на IV Делегатском съезде ВБО» (Изд. «Мецниереба», Тбилиси, 1969).

[2] Т. К. Гордеева. Деятельность Всесоюзного ботанического общества за период между его III и IV делегатскими съездами (1964—1969 гг.). Ботанический журнал, вып. 9, т. 54, 1969.

В заключительном слове президент ВБО Е. М. Лавренко подчеркнул то, что перед Всесоюзным ботаническим обществом стоят большие и сложные задачи, особенно в связи с подготовкой и проведением XII Международного ботанического конгресса, который намечено провести в СССР. Одной из форм подготовки к конгрессу он считает проведение всесоюзных собраний Общества в разных городах. В связи с пожеланиями об издании словаря «Русские ботаники» Е. М. Лавренко высказал мысль, что работу по продолжению этого издания должен взять на себя Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР.

На втором пленарном заседании были проведены выборы почетных членов ВБО и руководящих органов Общества.

Съезд избрал новых почетных членов ВБО:

В. З. Гулисашвили
Н. Я. Кац
Л. М. Кемулярия-Натадзе
А. Л. Курсанов
Е. М. Лавренко
Н. Т. Нечаева
П. Н. Овчинников
А. Н. Окснер
Л. П. Сергиевская
С. Я. Соколов
В. Б. Сочава
А. И. Толмачев
Н. В. Цицин

Съездом избраны в руководящие органы Общества: президент — Е. М. Лавренко; вице-президенты — О. В. Заленский, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев, А. А. Уранов; ученый секретарь — Г. Б. Гортинский.

Президиум Общества [1]

В. Д. Александрова
Е. Г. Бобров
М. М. Голлербах
Т. К. Гордеева
Г. Б. Гортинский
П. М. Жуковский
О. В. Заленский
В. Г. Карпов
А. А. Корчагин
А. Л. Курсанов (Москва)
Е. М. Лавренко
А. А. Ниценко
Т. А. Работнов (Москва)
Л. Е. Родин
А. Л. Тахтаджян
Б. А. Тихомиров
В. Н. Тихомиров (Москва)
А. И. Толмачев
А. А. Уранов (Москва)
Ал. А. Федоров
Ан. А. Федоров
Н. В. Цицин (Москва)
М. Х. Чайлахян (Москва)
Б. А. Юрцев
М. С. Яковлев
А. А. Яценко-Хмелевский

Совет Общества [2]

И. И. Абрамов
М. Г. Абуталыбов (Баку)
В. Н. Андреев (Якутск)
Ф. Х. Бахтеев
А. Л. Бельгард (Днепропетровск)
А. В. Благовещенский (Москва)
Б. А. Быков (Алма-Ата)
И. С. Виноградов (Орджоникидзе)
И. В. Выходцев (Фрунзе)
П. Л. Горчаковский (Свердловск)
В. З. Гулисашвили (Тбилиси)
И. Х. Дагис (Вильнюс)
Н. В. Дылис (Москва)
А. К. Ефейкин (Чебоксары)
К. З. Закиров (Ташкент)
Д. К. Зеров (Киев)
Н. Р. Иванов
Н. С. Камышев (Воронеж)
Н. Н. Кецховели (Тбилиси)
Ш. И. Коган (Ашхабад)
Б. П. Колесников (Свердловск)
И. Н. Коновалов
Г. В. Крылов (Новосибирск)
А. В. Куминова (Новосибирск)
Л. А. Куприянова
Г. Э. Куренцова (Владивосток)
И. В. Ларин
Д. В. Лебедев
Р. Е. Левина (Ульяновск)
С. Ю. Липшиц
В. Д. Лопатин (Петрозаводск)
А. Л. Лыпа (Киев)
В. В. Мазинг (Тарту)
К. А. Малиновский (Львов)
Л. И. Малышев (Иркутск)
М. В. Марков (Казань)
А. М. Музафаров (Ташкент)
Я. И. Мулкиджанян (Ереван)
Ю. С. Насыров (Душанбе)
Н. Т. Нечаева (Ашхабад)
В. В. Никитин
А. А. Ничипорович (Москва)
П. Н. Овчинников (Душанбе)
А. М. Озол (Рига)
А. Н. Окснер (Киев)
М. П. Петров
А. Н. Пономарев (Пермь)
Ю. Н. Прокудин (Харьков)
Н. И. Пьявченко (Петрозаводск)
В. И. Разумов
И. А. Райкова (Ташкент)
Е. И. Рачковская
И. Д. Романов
Н. И. Рубцов (Крым)
Ф. Н. Русанов (Ташкент)
В. А. Рыбин (Кишинев)
В. В. Скрипчинский (Ставрополь)
К. А. Соболевская (Новосибирск)

[1] Члены президиума и совета Общества, местожительство которых не указано, проживают в Ленинграде.

[2] Члены президиума ВБО, естественно, входят в состав совета ВБО.

С. В. Солдатенков
В. Б. Сочава (Иркутск)
К. В. Станюкович (Душанбе)
К. М. Сытник (Киев)
Х. Х. Трасс (Тарту)
И. И. Тумаджанов (Тбилиси)
А. Л. Харадзе (Тбилиси)
С. С. Хохлов (Саратов)
М. К. Хохряков
В. Г. Хржановский (Москва)
В. С. Шарашева (Фрунзе)
И. Д. Юркевич (Минск)

Ревизионная комиссия

З. Г. Беспалова
И. Х. Блюменталь
З. В. Карамышева
Б. Н. Норин
М. Я. Школьник

Закрывая съезд, Е. М. Лавренко поблагодарил делегатов, принявших участие в его работе, и выразил глубокую признательность председателю Грузинского ботанического общества Н. Н. Кецховели, ученому секретарю общества Т. А. Кезели, членам Грузинского ботанического общества И. И. Тумаджанову, М. П. Лордкипанидзе и другим за большую работу по подготовке и проведению съезда.

Грузинское ботаническое общество, Академия наук Грузинской ССР и правительственные учреждения Грузии сделали все возможное, чтобы IV Делегатское собрание ВБО успешно выполнило свою работу. Пленарные заседания и заседание секции систематики, географии и морфологии растений проходили в прекрасном зале Верховного Совета Грузинской ССР, а заседание секции геоботаники и ботанических садов — в зале заседаний Института Маркса, Энгельса, Ленина. Участники настоящего собрания повседневно ощущали гостеприимство грузинских товарищей.

После съезда были организованы экскурсии в Бакуриани (участвовали 125 человек), Казбеги (150 человек), Кахетию (95 человек) и Батуми (36 человек).

Т. К. Гордеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 XII 1969).

УДК 651.77 : 006.3 (47)58 : 006.22

ПРОТОКОЛ
ЗАСЕДАНИЯ РЕВИЗИОННОЙ КОМИССИИ ВБО ОТ 16 СЕНТЯБРЯ 1969 г.

THE SITTING OF THE FUSPECTION COMMITTEE REPORT
ON OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R. HELD
ON SEPTEMBER 16, 1969

Ревизионная комиссия Всесоюзного ботанического общества под председательством М. Я. Школьника, избранная на III Делегатском съезде в сентябре 1963 г., ознакомившись с деятельностью Общества за период с 1963 по 1969 г., отмечает, что Всесоюзное ботаническое общество, руководимое между III и IV Делегатскими съездами советом и президиумом ВБО, за отчетный период проделало большую работу.

Об этом свидетельствуют следующие данные. Ко времени III Делегатского съезда ВБО в 1963 г. в нем насчитывалось 37 отделений, которые включали 3534 действительных членов Общества, а к настоящему времени Общество насчитывает 49 отделений с 5300 действительных членов. За этот период организованы Амурское, Башкирское, Бурятское, Забайкальское, Кировское, Курское, Курганское, Краснодарское, Кабардино-Балкарское, Северо-Казахстанское, Таджикское и Чечено-Ингушское отделения. Вместе с тем из-за недостатка инициативы местных ботаников до сих пор не организованы Волгоградское, Магаданское, Марийское и Хабаровское отделения. Ревизионная комиссия отмечает, что президиум ВБО слабо руководил и направлял деятельность отделений ВБО; члены президиума не выезжали для ознакомления с работой отделений на местах, на заседаниях президиума не заслушивались отчеты председателей отделений. Следует отметить, что президиумом велась большая переписка с отделениями с целью направления и улучшения деятельности наиболее слабых отделений Общества (Юго-Восточное, Карельское, Красноярское и др.). Хотя президиум ВБО провел работу с целью усиления руководства Московским отделением, однако и в настоящее время это отделение по-прежнему плохо работает. За отчетный период работе Всесоюзного ботанического общества содействовали члены-коллективы целого ряда отделений (Северо-Казахстанское отделение имеет в своем составе 7 членов-коллективов, Забайкальское — 2 члена-коллектива и т. д.).

При обществе организован ряд новых комисий — по классификации растительности, по охране растительного покрова, по биологическим повреждениям и комиссия по проблеме новообразований у растений и биологии их возбудителей. Президиум Всесоюзного ботанического общества уделял большое внимание работе секций и комис-

сий ВБО. Активно работали секции лесоведения и дендрологии, флоры и растительности, культурных растений, микологическая, альгологическая, болотоведения, анатомии и морфологии, физиологии и биохимии растений, палинологическая комиссия. Плохо работали секции палеоботаническая, цитологии, комиссия по просмотру учебников. Президиум не принимал достаточных мер для усиления работы этих секций и комиссий.

Следует отметить большую работу Ботанического общества по проведению совещаний. Было проведено более 25 всесоюзных совещаний и симпозиумов, среди которых особенно важны два совещания по изучению флоры и растительности высокогорий (1965, 1968), совещание по охране ботанических объектов (1968) и др. Как положительное явление надо также отметить проведение ряда совещаний отделениями общества на местах.

Общество провело большую работу по подготовке к изданию монографий и сборников. Издано несколько томов «Проблем ботаники» (по экспериментальной геоботанике и др.), вышла книга И. Д. Богдановской-Гиенэф «Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа» и др. Сдана в печать работа П. М. Жуковского «Мировой генофонд растений для селекции».

Президиум ВБО уделял большое внимание работе «Ботанического журнала». Отмечая большие достижения в работе Журнала, Ревизионная комиссия считает необходимым отметить существенные недостатки:

1. Отсутствуют обзоры современного состояния исследований по некоторым важным проблемам ботанической науки.

2. Рецензирование и реферирование работ в «Ботаническом журнале» носит случайный характер. Большинство публикуемых в СССР и особенно за рубежом ботанических монографий не рецензируется на страницах «Ботанического журнала».

3. Слабо освещается работа отделений, секций и комиссий ВБО.

Ревизионная комиссия отмечает большую работу, проделанную президиумом Общества по проведению 50-летнего юбилея ВБО и мероприятий, посвященных празднованию 50-летия Великой Октябрьской социалистической революции.

Президиумом Ботанического общества и отделениями на местах проводится большая работа по распространению и популяризации ботанических знаний.

Ревизионная комиссия отмечает, что Общество активно включилось в работу по охране природы. Президиум ВБО поддержал несколько ходатайств по организации новых заповедников.

Всесоюзное ботаническое общество провело большую работу — обсуждение новых программ по ботанике для средней школы. В ныне действующих школьных программах почти полностью учтены предложения Общества.

Обществом по поручению Отделения общей биологии АН СССР, совместно с Научным советом по Проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», был произведен тщательный анализ современного состояния ботанических кадров в СССР на основании собранных сведений об их наличии и размещении.

Президиум ВБО провел большую работу в связи с подготовкой и участием советских ботаников в X и XI Международных ботанических конгрессах.

Выполнено предложение, внесенное на предыдущем Делегатском съезде ВБО, об укреплении связи с ботаниками зарубежных стран; целый ряд ученых социалистических стран был избран почетными иностранными членами ВБО. Ревизионная комиссия считает, что контакты с ботаниками зарубежных стран должны носить более разносторонний характер, в частности следовало бы практиковать обмен научными делегациями и информацией о деятельности зарубежных ботанических обществ.

К недостаткам работы ВБО следует отнести отсутствие плана работы президиума Общества на 1968—1969 гг.

Все расходы по бюджету Общества произведены рационально.

В связи со значительным увеличением количества членов ВБО (свыше 5000 человек) и количества отделений (49) просить президиум АН СССР увеличить дотацию ВБО и пересмотреть штатное расписание научно-организационного персонала аппарата ВБО, имея в виду его некоторое увеличение.

Всесоюзное ботаническое общество,
Ленинград.

УДК (049.1)006.3(47)58 (208

РЕЗОЛЮЦИЯ IV ДЕЛЕГАТСКОГО СОБРАНИЯ (СЪЕЗДА) ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА[1]

THE RESOLUTION OF THE FOURTH DELEGATES MEETING (CONFERENCE) OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

IV Делегатское собрание (съезд) Всесоюзного ботанического общества проводит свою работу накануне празднования 100-летия со дня рождения великого революционера и ученого, создателя первого в мире социалистического государства Владимира Ильича Ленина и в период разработки планов очередной пятилетки, начинающейся

[1] Принято в Тбилиси 9 октября 1969 г.

с 1971 г. Это обязывает нас особенно внимательно отнестись к анализу состояния ботанической науки в Советском Союзе и к разработке основных направлений плана работ в нашей области науки на 1971—1975 гг. При этом необходимо учесть постановления ЦК КПСС и Совета Министров СССР, касающиеся развития науки в нашей стране, из которых для нас особое значение имеет постановление «О мерах по дальнейшему улучшению научно-исследовательских работ в области сельского хозяйства». Ботаника во всех ее разделах является основным фундаментом растениеводства и лесоводства и имеет большое значение для развития животноводства и медицины.

Кроме того, нужно учитывать, что очередной международный ботанический конгресс соберется в 1975 г. в нашей стране, и мы обязаны достойным образом представить на этом конгрессе отечественную ботаническую науку.

За время, прошедшее после III Делегатского собрания (съезда) Всесоюзного ботанического общества, т. е. за 1963—1969 гг., советские ученые добились крупных успехов в развитии многих разделов ботаники. Однако по ряду ее разделов имеется отставание от современного уровня мировой науки.

IV Делегатское собрание (съезд) Всесоюзного ботанического общества считает, что при особой актуальности познания физико-химических основ жизни и биосферы как среды обитания человека и сосредоточия природных ресурсов необходим сплошной фронт развития всех разделов биологии, в том числе и ботаники. Без гармоничного развития всех разделов ботаники невозможно изучение биосферы, ее ресурсов и тех ее режимов, которые определяют условия существования и практической деятельности человека на Земле.

В связи с этим IV Делегатское собрание (съезд) Всесоюзного ботанического общества постановляет:

1. Одобрить положения об очередных задачах развития ботаники на следующую пятилетку, содержащиеся в докладе президента ВБО Е. М. Лавренко и члена президиума ВБО председателя Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» Ал. А. Федорова,[1] с дополнениями, сделанными делегатами настоящего съезда. Поручить президиуму ВБО опубликовать эту резолюцию в «Ботаническом журнале».

2. Отметить, что для выполнения этих задач, а также в связи с решением Академии наук СССР организовать очередной Международный ботанический конгресс в нашей стране, необходимо:

а) осуществить в течение следующей пятилетки работу по модернизации материальной базы (оборудования) для проведения исследований во всех основных разделах ботаники;

б) считать совершенно необходимым капитальное строительство рабочих помещений (лабораторий, в том числе фитотронов, гербариев, музеев, библиотек и пр.) для основных ботанических учреждений СССР, в первую очередь для Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, а также строительство базовых стационарных ботанических учреждений, на которых проводится работа по Международной биологической программе и по намечаемой программе исследования биосферы;

в) усилить подготовку кадров по всем основным разделам ботаники в связи с тем, что существующее положение в этой области является неблагополучным;

г) улучшить издание ботанической литературы, особенно увеличить тиражи выпускаемых книг и количество авторских оттисков в периодических изданиях и сборниках;

д) расширить международные научные связи между ботаниками, уделять особое внимание командировкам за границу молодых специалистов для освоения новых методов ботанических исследований.

3. Поручить президиуму ВБО в первой половине 1970 г. разработать конкретные предложения по вопросам, изложенным в пункте 2 настоящей резолюции, и представить их на рассмотрение президиуму АН СССР и Министерству высшего и среднего специального образования СССР.

4. Одобрить деятельность ВБО и его руководящих организаций за отчетный период. Утвердить отчетный доклад ученого секретаря ВБО о деятельности Общества за период с сентября 1963 г. по сентябрь 1969 г. и протокол Ревизионной комиссии по проверке работы Общества за тот же срок. Обратить внимание президиума на необходимость более четкого руководства работой отделений Общества, а также деятельностью ряда плохо работающих секций и комиссий в Ленинграде. Считать необходимым наладить более регулярную работу президиума и совета ВБО.

5. Деятельность органа ВБО «Ботанического журнала» в целом заслуживает одобрения. Однако ряд недостатков, отмеченных еще III Делегатским съездом ВБО в 1963 г., остается неизжитым.

В целях подъема работы «Ботанического журнала» на более высокий уровень настоящее Делегатское собрание ВБО поручает руководителям республиканских ботанических обществ, отделений, секций и комиссий ВБО оказывать необходимую помощь редколлегии журнала, способствуя подготовке членами Общества ценных оригинальных статей и обзоров, организуя рецензирование наиболее важных работ по проблемам, находящимся в пределах их компетенции, а также своевременным представлением сообщений о текущей деятельности организаций Общества, о проводимых ими совещаниях и т. п.

---

[1] См. «Ботанический журнал» № 3, т. 55, 1970 г.

6. Выразить Центральному Комитету Коммунистической партии и правительству Грузинской ССР, Академии наук Грузинской ССР и Грузинскому ботаническому обществу, а также его председателю академику Николаю Николаевичу Кецховели большую благодарность за предоставленную возможность провести IV Делегатское общее собрание ВБО в Тбилиси и ознакомиться с научной деятельностью грузинских ботаников.

7. Принять предложение Украинского ботанического общества провести V Делегатское собрание (съезд) в Киеве.

IV Делегатское собрание (съезд) Всесоюзного ботанического общества заверяет Коммунистическую партию Советского Союза и правительство СССР в том, что советские ботаники отдадут все свои силы всестороннему развитию всех разделов ботанической науки для максимального использования ее достижений в народном хозяйстве, медицине и для развития культуры страны строящегося коммунистического общества — Советского Союза.

УДК 65.012.62 (47)58.006.22

НОВАЯ КОМИССИЯ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

L. A. KIRIKOVA. THE NEW SECTION OF THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

В соответствии с решением 2-го Всесоюзного совещания по «Применению количественных методов при изучении структуры растительности» (г. Тарту, апрель 1969 г.) во Всесоюзном ботаническом обществе организована комиссия по математической геоботанике. Новая комиссия ставит своей целью способствовать развитию количественных методов в геоботанике, обсуждать актуальные и дискуссионные проблемы теории и методики фитоценологии, содействовать обмену текущей информацией, организовывать симпозиумы, консультации и т. п.

20 ноября 1969 г. состоялось первое заседание комиссии. С докладом «Проблемы количественного анализа строения растительных сообществ» выступил **В. И. Василевич.** В заседании приняли участие геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Ленинградского университета, Лесотехнической Академии и других учреждений (всего 35 человек).

Председателем комиссии математической геоботаники избран В. И. Василевич (БИН), заместителем председателя В. С. Ипатов (ЛГУ), секретарем Л. А. Кирикова (ЛГУ).

Л. А. Кирикова.

Ленинградский государственный университет.

May 1970

BOTANICAL JOURNAL

Published by the Botanical Society of the U. S. S. R.

CONTENTS

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Адрес редакции Ботанического журнала: Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1, Ленинградское отделение издательства «Наука»

Завед. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*. Корректоры *Г. А. Александрова, Ш. А. Иванова* и *Г. А. Мирошниченко*

Сдано в набор 13/II 1970 г. Подписано к печати 15/V 1970 г. Формат бумаги 70×108 1/16.
Печ. л. 10 1/2 + 1 вкл. (1/8 печ. л.) = 14.87 усл. печ. л. Бум. л. 5 5/16. Уч.-изд. л.18.07. Тип. зак. № 787.
М-17726. Тираж 2560.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12